Lane Medical Library

Die Transplantation bei Lumbriciden.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

der

hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Marburg

vorgelegt

von

Ernst Joest

approb. Thierarzt

aus Wallefeld.

Marburg 1897.

20. Sept. 1897.

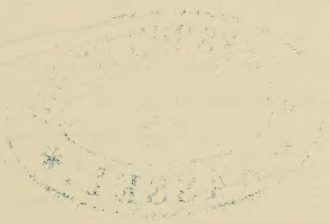
Von der philosophischen Fakultät als Dissertation angenommen
am 4. März 1897.

1199
0

LANDESBIBLIOTHEK
ZU
KASSEL.

Archiv für Entwickelungsmechanik Band V. Heft 3.

Meinen theuren Eltern.



Einleitung.

Eine Reihe von Fragen der Entwickelungsgeschichte, wie der Biologie im Allgemeinen, sind nur unter Zuhilfenahme von Experimenten zu lösen, welche gestatten, die normalen Bedingungen in bestimmter Weise zu modificiren. Von diesem Gesichtspunkt ausgehend schuf Roux durch seine Forschungen einen besonderen Zweig der gesammten Entwickelungslehre, die Entwickelungsmechanik. Das Objekt, welches den entwickelungsmechanischen Experimenten in erster Linie diente, war der Embryo auf einer frühen Stufe seiner Entwickelung. Neuerdings, im Jahre 1894, wurden von Born dagegen vorzüglich etwas ältere Entwickelungsstadien zu bestimmten Experimenten benutzt; er brachte Theilstücke von Amphibienlarven in verschiedener Orientirung zur Verwachsung. Durch die sehr erfolgreichen Versuche Born's wurde der Forschung ein neues, bisher noch kaum betretenes Gebiet des biologischen Experiments erschlossen.

Es lag nahe, ähnliche Versuche, die ich mit Vöchting (95) und Wetzel (99) als Transplantationsversuche bezeichnen möchte, auch

an anderen Thierformen anzustellen. Weitere Gesichtspunkte mussten sich ergeben, wenn es gelang, dauernde Verwachsungen auch mit Theilstücken von nicht mehr in der Embryonalentwickelung stehenden, also mit endgültig differenzirten Geweben versehenen Thieren zu Stande zu bringen. Es konnten dabei zunächst nur solche Formen in Betracht kommen, die ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen besitzen, bei denen also die Gewebe entweder dauernd auf einer gewissermaßen embryonalen Stufe stehen bleiben (Hydra), oder bei denen die Gewebe leicht auf gewisse äußere Eingriffe und Reize hin in einen mit der Rückkehr zum embryonalen Zustand vergleichbaren organbildenden Wucherungsprocess einzutreten vermögen.

Die im Sommer 1895 publicirten »Transplantationsversuche an Hydra« von G. Wetzel (99) zeigten, dass die Transplantation bei unserem außerordentlich regenerationsfähigen Süßwasserpolypen leicht zu bewerkstelligen sei.

Auf die bedeutende Reproduktionsfähigkeit der Regenwürmer durch die im hiesigen zoologischen Institut ausgeführten Regenerationsversuche Rievel's (83) aufmerksam gemacht, unternahm ich im Sommer 1895, angeregt durch Herrn Prof. Dr. Korschelt, erfolgreiche Versuche, Theilstücke von Regenwürmern zur Verwachsung zu bringen.

Den Ausgangspunkt dieser Versuche bildete eine Beobachtung Rievel's (83), welche sich auf die Verklebung der Wundflächen zweier zur Regeneration in ein Gefäß gebrachten Theilstücke von Allol. terrestris bezog. Es handelte sich dabei um ein Kopf- und ein Schwanzstück, welche Stücke von verschiedenen Thieren herstammten. Die Theilstücke hatten sich so vereinigt, dass sie eine Längsdrehung von 90° gegen einander zeigten. Nach 4 Tagen starben die Stücke ab.

Von dem oben genannten Zeitpunkt an bis jetzt habe ich meine Untersuchungen, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit zum Theil niedergelegt sind, fast ununterbrochen fortgeführt.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. Dr. Korschelt, für die Anregung zu der vorliegenden Arbeit, für das Interesse, welches er stets meinen Untersuchungen entgegenbrachte und für die vielfache liebenswürdige Unterweisung meinen Dank auszusprechen.

Material und Methoden.

Bei Versuchen, wie sie in dieser Arbeit beschrieben sind, spielt die Ausbildung der Methodik eine Hauptrolle. Es kommen dabei zwei Punkte hauptsächlich in Frage: 1) die Art und Weise der Operation, und 2) das Halten der operirten Thiere. Auf den zweiten Punkt ist ein fast noch größeres Gewicht zu legen, als auf den ersten, hängt doch die Gewinnung guter Resultate in erster Linie davon ab, dass die Thiere nach der Operation ein gewisses Alter erreichen. Ich habe mich von vorn herein bemüht, die Technik, so weit nur möglich, zu vervollkommnen, und diesem Bestreben verdanke ich auch das gute Gelingen der meisten Versuche. Ich möchte noch bemerken, dass die Zahl der von mir operirten Thiere über 1200 beträgt.

1. Material und Methodik der Zusammensetzung.

Zu meinen Versuchen habe ich im Laufe der Zeit fast sämmtliche hier vorkommende Lumbricidenspecies verwandt, deren Bestimmung nach den Monographien von Rosa (87) und Beddard (7) vorgenommen wurde, und zwar beziehe ich mich besonders auf den letztgenannten Autor[1]).

---

[1]) Nach Niederschrift dieser Arbeit erhalte ich die soeben erschienene Publikation Hescheler's (53a), »Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern«, in welcher der Autor den Vorwurf erhebt, dass in der von Herrn Prof. Dr. Korschelt über meine Versuche veröffentlichten vorläufigen Mittheilung (59) die Bestimmung der verwendeten Species nach einer veralteten Methode vorgenommen sei. Jene vorläufige Mittheilung erschien kurze Zeit nach dem Beginn meiner Versuche und hatte lediglich den Zweck, festzustellen, dass es möglich sei, lebende Theilstücke von Regenwürmern zur Verwachsung zu bringen. Sämmtliche bis zu der Veröffentlichung der vorläufigen Mittheilung angestellten Versuche waren mehr orientirender Natur. Auf die Litteratur wurde zunächst nicht Rücksicht genommen, und für die verwendeten Würmer wurden einfach die gebräuchlichen Namen angegeben; auf eine genaue Bestimmung nach der neueren Litteratur kam es zunächst nicht an. Als ich zu Beginn des Jahres 1896 an eine mehr systematische Bearbeitung des mir gestellten Themas ging, nahm ich vor Allem eine genaue Bestimmung der verwendeten Species nach den Monographien von Rosa (87) und Beddard (7) vor. Dies geschah übrigens auch in der aus dem hiesigen zoologischen Institut hervorgegangenen Arbeit Rievel's (83), welche bereits vor etwa einem halben Jahr erschien.

In jenem Vortrag (59) wurden von Herrn Prof. Dr. Korschelt auch einige einleitende Bemerkungen über das Regenerationsvermögen der Lumbriciden

Zur Verwendung kamen folgende Arten:

Allolobophora caliginosa Savigny
» terrestris »
» cyanea »
» foetida »
» chlorotica »
Lumbricus rubellus Hoffm.

Die genannten Species sind aber keineswegs alle in gleichem Maße für unsere Zwecke brauchbar.

Weitaus am besten eigneten sich zu Transplantationsobjekten Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris. Diese beiden Species besitzen ein ausgezeichnetes Wundheilungs- und Regenerationsvermögen, verbunden mit einer enormen Lebenszähigkeit.

Was die erstgenannte Eigenschaft anbelangt, so diene beiläufig folgender Fall zur Illustration. Im Winter 1895/96 fand ich unter einer Anzahl von Würmern eine Allol. terrestris, welche eine merkwürdige fast rechtwinklige Knickung des Körpers zeigte (Fig. 1). Die Knickungsstelle lag etwa in der Mitte des Körpers, die Konkavität der Knickung befand sich dorsal. Die Deformität war dem Thier beim Kriechen sehr hinderlich. Der Körper lag dabei auf eine kurze Strecke in der Gegend der Einknickung auf der einen oder anderen Seite.

Das konservirte Thier zeigte eine Narbe an der Dorsalseite, welche neun Segmente umfasste und nach beiden Seiten sich bis zu den seitlichen Borstenreihen erstreckte. Diese Narbe musste von einer Wunde herrühren, welche dem Körper an der Dorsalseite einen bedeutenden Substanzverlust in der Ausdehnung von neun Segmenten

---

gemacht, welche hauptsächlich zur Orientirung für den nicht aus Fachgenossen bestehenden Zuhörerkreis bestimmt waren. Hescheler nimmt auch auf diese Bemerkungen Bezug, da es ihm selbst nicht gelang, in der dort demonstrirten Weise die aus verhältnismäßig wenig Segmenten bestehenden Theilstücke zur Regeneration des Vorderendes zu bringen. Hier kann auf diesen Punkt nicht eingegangen werden, da dies ausführlicher an anderer Stelle geschehen soll; doch sei nochmals ausdrücklich hervorgehoben, dass die Regeneration an den kleinen Theilstücken in der angegebenen Weise beobachtet wurde. — Besonders erwähnen möchte ich nur das von mir beobachtete und schon in Rievel's Arbeit (83, pag. 327) abgebildete sehr instruktive Theilstück einer Allol. terrestris, welches zu den in jenem Vortrag erwähnten Demonstrationsobjekten gehörte. Es bestand aus acht, dem vorderen Körperdrittel entstammenden Segmenten und war in ein langes Kopf- und Schwanzende aus gewachsen.

beigebracht hatte. Diese Wunde hatte sich bei der Heilung besonders in der Längsrichtung des Körpers so bedeutend verkleinert, dass ihre Breite an der Dorsalseite kaum größer ist als die eines normalen Segmentes. Die Folge dieser Retraktion war eine starke Einknickung des Körpers, wie wir sie in der Abbildung vor uns sehen. — Außer diesem besonders interessanten Exemplar habe ich noch häufig Thiere gefunden, welche in der freien Natur geheilte Wunden besaßen, wie umfangreiche Narben bewiesen.

In Bezug auf die Lebenszähigkeit steht Allol. terrestris obenan (vgl. Anhang II dieses Kapitels), und desshalb benutzte ich diese Species auch meist bei solchen Versuchen, die hohe Ansprüche an die Widerstandskraft der Versuchsthiere stellten. Im Großen und Ganzen gab ich jedoch Lumbricus rubellus den Vorzug. Diese Species besitzt, wie es scheint, ein noch höheres Regenerations- und Wundheilungsvermögen als Allol. terrestris. Es ging dies schon aus der Thatsache hervor, dass die Versuchsgruppen, bei welchen Lumbricus rubellus verwandt worden war, im Allgemeinen einen viel höheren Procentsatz gelungener Vereinigungen aufwiesen als die mit Allol. terrestris angestellten Versuche[1]). Auch Hescheler (53) konnte konstatiren, dass Lumbricus rubellus rascher regenerirt als Allol. terrestris.

Ich hatte noch eine weitere Veranlassung, Lumbricus rubellus im Allgemeinen vorzuziehen. Lumbricus rubellus ist nämlich unter den von mir benutzten Regenwurmarten die einzige, die bei der Betäubung am besten ihren normalen Kontraktionszustand bewahrt, während Allol. terrestris bei mäßiger Betäubung in Chloroformwasser eine, ich möchte sagen, krampfhafte Kontraktion des ganzen Körpers zeigt. Der ganze Wurm wird steif, und beim Durchschneiden quellen die Eingeweide stark hervor. Allol. cyanea zeigt dagegen beim Chloroformiren eine derartige Erschlaffung ihrer Muskulatur, dass ihr Körper vollständig, wie ein leerer Sack, zusammenfällt.

Von den übrigen Species waren noch Allol. caliginosa und

[1]) Es dürfte hier wohl auch eine Bemerkung interessiren, die ich in Bezug auf die Zeit, innerhalb welcher die Pigmentirung der nach einfacher Dekapitation auftretenden Kopfregenerate bei den hier besonders in Frage stehenden Arten auftrat, zu machen Gelegenheit hatte. Bei zwei Exemplaren von Lumbr. rubellus verflossen ca. 20 Tage, bei zwei Exemplaren von Allol. terrestris (unter gleichen Umständen) ca. 40 Tage seit dem ersten Auftreten der Regenerate bis zur normalen Pigmentirung derselben. Allol. terrestris gebraucht also die doppelte Zeit wie Lumbr. rubellus bis zur vollen Pigmentirung der Regenerate.

Allol. cyanea leidlich verwendbar. Allol. cyanea zeigte, abgesehen von dem oben aufgeführten Verhalten gegenüber der Narkose, leider eine sehr geringe Widerstandsfähigkeit, so dass die meisten mit ihr angestellten Vereinigungen zu Grunde gingen. Es war dies um so betrübender, als gerade diese Species ihrer sehr charakteristischen hellen Färbung wegen sich besonders zu heteroplastischen Vereinigungen mit den dunkelgefärbten Species vorzüglich eignete. Einige wenige derartige Vereinigungen zu erhalten ist mir auch gelungen.

Merkwürdig ist die äußerst geringe Verwendbarkeit der Allol. foetida zu Transplantationsversuchen, hat doch gerade diese Art nach den Angaben von Morgan (76) und Hescheler (53), und wie ich mich auch selbst zu überzeugen Gelegenheit hatte, ein gut entwickeltes Regenerationsvermögen. Ich glaubte zuerst die geringe Widerstandsfähigkeit, die sich bei den operirten und in feuchtem Fließpapier gehaltenen Thieren kund gab, auf den Aufenthalt in diesem ungeeigneten Medium zurückführen zu sollen und brachte die Thiere in Folge dessen unter möglichst natürliche Bedingungen dadurch, dass ich sie wieder in die Komposterde, der sie entnommen waren, hineinsetzte. Aber in beiden Fällen starben sämmtliche Thiere in wenigen Tagen ab. Ich kann mir diese Thatsache, zusammengehalten mit den übrigen guten Zuchtresultaten, nicht erklären.

Was endlich Allol. chlorotica anbelangt, so habe ich nur mit wenigen (5) Exemplaren dieser Art experimentirt. Dieselbe kommt in Marburg, wie es scheint, nicht vor; denn ich habe hier unter den vielen Würmern, die mir durch die Hand gingen, niemals eine Allol. chlorotica gefunden. Zu den wenigen Exemplaren gelangte ich gelegentlich eines Ferienaufenthaltes im Rheinland. Sämmtliche Versuche mit diesem eigenartig gefärbten Wurm lieferten leider ein negatives Resultat.

Von den genannten Arten wurden zu meinen Versuchen meist nur kleine und mittelgroße (besonders letztere) Exemplare, die ihre Jugend durch den Mangel eines Clitellums dokumentirten, gewählt. Ausgewachsene, geschlechtsreife Thiere kamen fast nur bei wenigen bestimmten Versuchsreihen zur Verwendung. Diese Auswahl der Thiere garantirte bei der bekannten besseren Regenerationsfähigkeit junger Thiere einen größeren Erfolg. Außerdem wird dadurch die zur mikroskopischen Untersuchung nöthige Zerlegung in Schnittserien bedeutend erleichtert.

Bevor die Thiere zur Operation gelangen können, werden sie

erst in bestimmter Weise vorbereitet. Es handelt sich dabei um die Entleerung des Darmkanals, was für fast alle Thiere erwünscht ist, für manche aber unerlässlich erscheint. Unterlässt man die Entleerung des Darmes, so quillt einerseits beim Durchschneiden der Thiere der erdige Inhalt massig hervor und verunreinigt die Wunde, andererseits kann, falls die Darmkommunikation zwischen den Theilstücken nicht in den ersten Tagen nach der Operation eintritt, der sich vor der Operationsstelle anhäufende Inhalt eine Darmruptur und damit den Tod des betr. Thieres herbeiführen.

Ich versuchte die Darmentleerung zunächst auf die Weise, dass ich die Thiere in feuchtes Fließpapier einsetzte. In wenigen Tagen haben sie sämmtliche Erde von sich gegeben, dafür aber von dem Fließpapier aufgenommen, welches sich im Darm zu kleinen stecknadelkopfgroßen Kugeln zusammenballt. Auf diesem Wege erreichte ich ganz gute Resultate. Diese Methode reichte indessen nicht aus, wenn es sich um Vereinigung zweier Kopfstücke oder ähnliche Versuche handelte. Ich verfiel daher auf den Gedanken, die Thiere in feuchter Leinwand zu halten. Hiervon können sie nichts aufnehmen, und ihr Darm ist in wenigen Tagen ganz leer[1]).

Die in der beschriebenen Art und Weise vorbehandelten Würmer werden chloroformirt und dann der eigentlichen Operation unterworfen.

Im Beginn meiner Untersuchungen experimentirte ich mit nicht betäubten Thieren. Diese Methode erwies sich jedoch als sehr ungünstig. Die Thiere machen außerordentlich lebhafte Bewegungen, so dass man gezwungen ist, sie mit der Hand oder einer Pincette zu fixiren, was natürlich nicht von Vortheil für sie sein kann. Der Hauptnachtheil dieser Methode besteht jedoch darin, dass bei den heftigen Krümmungen der Thiere eine genau bestimmte Vereinigung in den wenigsten Fällen zu ermöglichen ist, und so die Exaktheit der Versuche sehr leidet.

Ich versuchte dann die Thiere mit Chloroformdämpfen zu betäuben, indem ich sie in eine große flache, mit Deckel verschließbare Glasschale brachte, in welcher eine kleine Schale mit Chloroform durchtränkter Watte aufgestellt war. In wenigen Augenblicken waren die Würmer betäubt und konnten zur Operation verwandt

[1]) Dieses Verfahren wandte ich auch dann wieder an, wenn die Thiere zum Zwecke histologischer Untersuchung konservirt werden sollten. Ich kann dasselbe allen Denjenigen, die sich mit histologischen Studien am Regenwurm beschäftigen, sehr empfehlen.

werden. Der Nachtheil dieser Methode besteht darin, dass die Würmer zu stark von den Dämpfen angegriffen werden; außerdem bedecken sie sich mit einem zähen Schleim, der den Experimentator ziemlich stört.

Bedeutend bessere, ja fast ideal zu nennende Resultate liefert die Betäubung mit gesättigtem Chloroformwasser, eine Methode, die meines Wissens in primitiver Weise zuerst von Perrier (60) angewandt wurde. Nach Schmidt (88a) löst sich in 100 g Wasser bei 17,5° C 0,712 g Chloroform. Diese Lösung, welche mit gewöhnlichem Leitungswasser hergestellt wurde, riecht ganz schwach nach Chloroform und zeichnet sich dadurch aus, dass sie, im Gegensatz zu den Dämpfen, die Würmer sehr wenig angreift, wie man es ja bei der äußerst schwachen Lösung des Chloroforms auch nicht anders erwarten dürfte. Die Betäubung wurde in einer mittelgroßen Glasschale in einfachster Weise so vorgenommen, dass die Thiere in die Lösung hineingeworfen wurden. Zuerst treten natürlich auch mehr oder weniger heftige Bewegungen auf, die aber lange nicht so stark sind wie bei der Anwendung von Chloroformdämpfen. Dann sieht man Zuckungen des Körpers, und nach 1—1½ Minuten ist der Wurm vollkommen bewegungslos. Nach 1½—2 Minuten löst sich der Kontraktionszustand des Körpers, und der stark gekrümmte Wurm streckt sich aus. Größere Exemplare erfordern etwas längere Zeit bis zur völligen Narkose. Bei einer Chloroformeinwirkung bis gerade zu dem Augenblick, da die Bewegungen erlöschen, dauert die Narkose 7—10 Minuten, also mehr als lange genug, um die Operation in Ruhe ausführen zu können. Nach Ablauf dieser Zeit zeigt der Wurm zuerst ganz schwache, bald aber stärker werdende Bewegungen, bis er nach Ablauf einer halben Stunde seine völlige Beweglichkeit wieder gewonnen hat. Blieben die Würmer länger als 1½ 2 Minuten in der betäubenden Flüssigkeit, so ließ das Erwachen natürlich länger auf sich warten. Verlängerte ich die Einwirkungsdauer bis auf 3—4 Minuten, so erwachten die Würmer nicht wieder, sie starben. Das Verhalten der einzelnen Arten gegenüber dem Chloroform wurde bereits oben erörtert.

Bei meinen Versuchen narkotisirte ich die Thiere natürlich nur so weit, dass ihre Bewegungen mich bei der Operation nicht mehr behinderten. Bemerken will ich noch, dass das zur Verwendung gelangende Chloroform möglichst tadellos sein muss. In älterem schlecht aufbewahrtem Chloroform findet sich häufig Salzsäure, die selbst in dem stark verdünnten Zustand, wie sie im Chloroformwasser

sich dann findet, einen schädigenden Einfluss auf die Thiere auszuüben scheint, wie ich es bei einer ganzen Anzahl von Thieren, die mit solchem Chloroform behandelt worden waren, sehen konnte. Die Cuticula des Körpers war theilweise blasig abgehoben und hatte ihren Glanz eingebüßt. Dieser Befund steht im Einklang mit der Angabe KULAGIN's (63), dass die Cuticula der Regenwürmer in schwacher Salzsäure sich löst.

Auch die von FRIEDLAENDER (13) empfohlene Betäubung mit 1—5% igem Alkohol habe ich versucht. Diese Methode ist aber im Vergleich zu der Chloroformnarkose viel zu langwierig. Auch scheinen die Würmer vom Alkohol mehr angegriffen zu werden als vom Chloroform. Nach den Angaben FRIEDLAENDER's tritt fast vollständige Bewegungslosigkeit erst nach $^1/_4$—$^1/_2$ Stunde auf, je nach der Größe der Thiere. Nach 6—24 Stunden haben sich die Thiere vollständig erholt. FÜRST (46), der mit 5—7% igem Alkohol arbeitete, giebt an, dass die Würmer erst nach 5—6 Stunden »schlaff und bewegungslos« werden. Diese Angaben werden genügen, um zu zeigen, wie große Vortheile die Betäubung mit Chloroformwasser gegenüber derjenigen mit Alkohol bietet.

Die Operation selbst wurde in folgender Art und Weise vorgenommen:

Auf einer mit feuchtem Fließpapier bedeckten Glasplatte wurden die zu transplantirenden Theilstücke mittels scharfer Schere den narkotisirten Thieren entnommen. Die Vereinigung geschah mittels feiner Seidenfäden (engl. Ligaturseide, Stärke Nr. 1), die mit Hilfe einer kleinen, stark gebogenen, chirurgischen Nadel durch die Wundränder durchgezogen und dann in gewöhnlicher Weise geknotet wurde. Von Wichtigkeit ist dabei, dass die Nähte nur durch die Leibeswand gelegt werden. Verletzungen innerer Organe sind nach Möglichkeit zu vermeiden. Die Befolgung dieser Vorschrift allein garantirt eine rasche und normale Verwachsung der inneren Organe. Bei den meisten Versuchen genügten vier solcher Nähte. Während der ganzen Operation wurde ein Anfassen der Theilstücke mit der Hand möglichst vermieden.

Die Nähte erfüllen im Allgemeinen ihren Zweck, die Theilstücke so lange zusammenzuhalten, bis die Verklebung resp. die Verwachsung eingetreten ist, in der vorzüglichsten Weise. Ich habe desshalb auch andere Methoden der Vereinigung überhaupt nicht versucht. Besondere Modifikationen dieser Methode sind bei den einzelnen Abschnitten erwähnt.

Ich möchte hier bemerken, dass die Vereinigung von Regenwürmern durch Nähte schon 1829 von Morren (78) ausgeführt worden ist. Auch Rievel (83) versuchte die Aneinanderheftung von Regenwurmbruchstücken durch die Naht.

Bei gewissen schwierigeren Versuchen (Vereinigung von Kopfstücken) war ich gezwungen, eine besondere Art der Vereinigung durch die Naht anzuwenden, weil die gewöhnlichen Seidennähte stets ausrissen. Es ist dies die sog. »umschlungene Naht«, wie sie von Chirurgen bei Wunden, die eines besonders sorgfältigen Verschlusses bedürfen, häufig angewandt wird. Man legt quer durch die Wundränder eine gerade Nadel (ich verwandte mit Vortheil dünne Silber- resp. Platindrähte) und umwickelt die hervorstehenden freien Enden der Nadel mit einem Seidenfaden in bestimmter Weise. Auf diese Weise wird ein besonders guter und exakter Wundverschluss erzielt und zugleich die Angriffsstelle der Naht an den Wundrändern vergrößert, so dass ein Ausreißen derselben nicht so leicht erfolgen kann.

2. Haltung der operirten Würmer.

Die auf die beschriebene Art und Weise operirten Thiere wurden in Gefäße mit feuchtem Fließpapier (Filtrirpapier) eingesetzt. Die Gefäße bestanden aus gewöhnlichen cylindrischen Wassergläsern und wurden mit einem Glasdeckel lose verschlossen, so dass die Luft Zutritt hatte. Um eine nicht allzugroße Anzahl von Gefäßen benutzen zu müssen, vereinigte ich 4– 6 in gleicher Weise operirte Thiere zusammen in je einem Gefäß und versah dasselbe mit der fortlaufenden Nummer des Versuchs. Unter dieser Nummer wurde der betr. Versuch sofort mit genauen Notizen über die Art und Weise der Operation etc. in meine Tagebücher eingetragen, und zwar jeder Versuch auf eine besondere Seite, auf welcher dann das Ergebnis der jeweiligen Kontrolle fortlaufend vermerkt wurde.

Das Fließpapier wurde mit Leitungswasser getränkt. Andere Substanzen kamen nicht in die Gefäße hinein.

Die Nähte stoßen sich für gewöhnlich im Verlauf der ersten 5– 8 Tage nach der Operation von selbst ab. Nur selten bleiben sie länger liegen und müssen dann mit der Schere entfernt werden.

Was die Kontrolle der in Fließpapier gehaltenen Thiere anbelangt, so geschah dieselbe in den ersten Tagen nach der Operation täglich, besonders aus dem Grunde, um etwa abgestorbene Exemplare rasch zu entfernen. Verbleiben letztere auch nur kurze Zeit mit den gesunden Thieren zusammen, so werden diese bald inficirt.

Später, nach Eintritt der Darmkommunikation, kann die Kontrolle alle 2—3 Tage geschehen; noch später kann man sogar 4—5 Tage warten. Besonders werthvolle Objekte habe ich stets alle 2—3 Tage kontrollirt.

Wie bereits oben bemerkt wurde, benagen die Würmer das Fließpapier, so dass ihr Darm bald mit zahlreichen kugeligen Fließpapierballen erfüllt ist. Dass die Thiere aus der Aufnahme des Fließpapiers für ihre Ernährung irgend welchen Nutzen ziehen, erscheint mir fraglich; wir müssten denn annehmen, dass die Regenwürmer zur Verdauung von Cellulose befähigt seien, was Darwin (29) auch glaubt. Dagegen spricht aber die Thatsache, dass die Fließpapierballen als weiße Kugeln wieder abgesetzt werden. Ihre Oberfläche erscheint glatt. Ich habe diesen »Fließpapierkoth« auch der mikroskopischen Untersuchung unterworfen, wobei sich ergab, dass die einzelnen Fasern (auch in der Peripherie der Ballen) ziemlich intakt und durchaus nicht »verdaut« erschienen. Auch Friedlaender (13) ist der Ansicht, dass das Fließpapier unverdaulich ist. Auf die Frage, wie lange man Würmer in Fließpapier halten kann, werde ich unten noch zurückkommen.

Auch in feuchter Leinwand lassen sich Würmer, wie ich schon oben bemerkte, ganz gut halten. Ihr Darm bleibt leer.

Bei einer Anzahl von Versuchen (Vereinigung von Kopfstücken u. A.) ist weder der Aufenthalt der Versuchsthiere in Fließpapier noch in Leinwand angebracht, wie mich zahlreiche misslungene Experimente lehrten. Bei diesen Versuchen waren hauptsächlich zwei wichtige Postulate zu erfüllen. Es musste 1) der Darm durchaus leer bleiben, und 2) äußerlich jedes Hindernis und jede rauhe Fläche fern gehalten werden; letzteres aus dem Grunde, weil den vereinigten nach verschiedenen Richtungen strebenden Theilstücken kein Anhaltepunkt für ihre Bewegungen gegeben werden durfte. Aus denselben Gründen brachte ich stets auch nur einen Wurm in ein Gefäß. Solche Versuchsthiere hielt ich in »feuchter Kammer«, die ich mir auf einfachste Weise aus einem Wasserglas herstellte. Nachdem das Versuchsthier in das leere, nur eine minimale Menge Wasser enthaltende Glas gebracht worden war, klemmte ich nahe dem oberen Rande kreuzweise zwei dünne Holzstäbchen zwischen den Wänden des Glases fest und brachte zwischen Holzstäbchen und Deckel eine mehrfache Lage feuchten Fließpapiers. Diese einfache feuchte Kammer erfüllte vollständig ihren Zweck. Die so gehaltenen Thiere bedürfen aber einer besonders genauen Kontrolle.

Täglich muss das Glas sorgfältig ausgespült werden, da das betreffende Versuchsthier sonst bald zu Grunde geht. Wahrscheinlich häufen sich am Boden des Glases um den Wurm herum bald dessen Exkrete, Zersetzungsprodukte, Mikroorganismen an, denen das Thier nicht zu entgehen vermag.

Die meisten der in Fließpapier gehaltenen Versuchsthiere wurden nach 3—4 Wochen, oder auch noch später, in Humuserde eingesetzt, in welcher sie bis zur Beendigung des Versuches verblieben. Auch hier wurden die Wassergläser weiter benutzt, indem ich einfach das Fließpapier durch Erde ersetzte. Die Würmer graben sich meist sofort in die Erde ein; oft findet man nach einigen Tagen schon Haufen erdigen Kothes auf der Oberfläche, ein Beweis dafür, dass sich der Darm mit Erde gefüllt hat. Es ist von jetzt ab nur erforderlich die Erde feucht zu erhalten. Nahrungsstoffe brauchen nicht gereicht zu werden; doch deponirte ich meist auf der Oberfläche der Erde einige zerpflückte frische oder welke Blätter, die zum Theil bald von den Würmern in ihre Löcher hineingezogen und angefressen wurden. Auf diese Weise halte ich einzelne Würmer schon nahezu 2 Jahre. Alle 2 bis 3 Monate, im Winter in noch längeren Zwischenräumen, wurde neue Erde gegeben.

An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, dass ich zwei Winter hindurch ein zahlreiches Wurmmaterial für meine Versuche hielt. Die Würmer wurden im Oktober zu je 100 Stück in große irdene Töpfe (Blumentöpfe) in Erde eingesetzt. Sie hielten sich den ganzen Winter hindurch vorzüglich, so dass ich nie Mangel an Arbeitsmaterial hatte.

Was den Einfluss der Jahreszeit auf meine Versuche anbelangt, so stellte es sich heraus, dass nur geringe Unterschiede zwischen Sommer und Winter bestanden. Ich operirte im Winter mit fast ebenso großem Erfolg, wie im Sommer. Allerdings muss ich hinzusetzen, dass sowohl die für die Operation bestimmten, wie auch die operirten Thiere im Winter im warmen Zimmer gehalten wurden. Das Frühjahr schien mir für die Versuche die günstigste Jahreszeit zu sein.

Anhang I. Einige Beobachtungen über die Autotomie bei Regenwürmern.

Auf einen Umstand, der sich bei meinen gesammten Versuchen als sehr störend erwies, möchte ich etwas näher eingehen; es ist

dies die Fähigkeit der Regenwürmer, Stücke ihres Körpers abzustoßen. Man bezeichnet diesen Vorgang als Selbstamputation oder als Autotomie. Hescheler (53) war Derjenige, welcher zuerst die Aufmerksamkeit auf die Autotomie der Regenwürmer hingelenkt hat. Er führt eine ganze Reihe von Ursachen an, welche die Autotomie bewirken[1]). Ich habe die Autotomie der Regenwürmer nicht zum Gegenstand besonderer Studien gemacht; im Verlauf meiner Untersuchungen hatte ich indessen Gelegenheit, die in Frage stehende Eigenschaft der Würmer mehr als genug kennen zu lernen. Ich will im Folgenden nur kurz auf einige Beobachtungen eingehen, die ich während meines fast zweijährigen Experimentirens mit Regenwürmern machen konnte.

Im Anfang meiner Versuche verlegte ich die Operationsstelle bei den meisten Thieren ziemlich in die Mitte des Körpers. Ich machte dabei die Bemerkung, dass häufig noch während der Operation das Kopfstück in seiner hinteren Partie nahe der Vereinigungsstelle einen mehr oder weniger großen Komplex von Segmenten abstieß. Häufig durchriss nur der Hautmuskelschlauch, während der Darm noch im Zusammenhang verblieb. Die Abstoßung vollzog sich folgendermaßen: Zuerst bildete sich eine immer stärker werdende Einschnürung. An der tiefsten Stelle derselben erfolgte oft plötzlich, oft langsamer die Durchtrennung des Körpers. Stets befand sich die Trennungsstelle auf der Grenze zweier Segmente.

Der betreffende Versuch war jedenfalls durch die Autotomie vollkommen gestört. Häufig wiederholte sich dieselbe mehrere Male hinter einander; in anderen Fällen kam es erst im Verlauf des ersten Tages oder der nächsten Zeit nach der Operation zur Durchtrennung des Körpers. Viele Versuche, wie z. B. die Darstellung von verlängerten Thieren, von Ringen etc. wurden in Folge der fast konstant eintretenden Autotomie fast unmöglich gemacht. Am Schwanzstück fand nur verhältnismäßig selten Amputation statt; wenn es geschah, so lösten sich nur Theile seines hintersten Endes ab; die

---

[1]) Die soeben erschienene Arbeit Hescheler's: »Weitere Bemerkungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern« (53a), die ich erst nach der Vollendung des Manuskriptes erhielt, bildet eine Ergänzung und Erweiterung der bereits früher von Hescheler (53) bezüglich der Autotomie festgestellten Thatsachen. Von Wichtigkeit ist besonders die Auffindung einer vorderen Grenze der Selbstamputation. Wie aus Nachstehendem hervorgeht, konnte dieses Faktum auch von mir festgestellt werden.

Vereinigung der Theilstücke wurde hierdurch indessen niemals gestört.

Durch eine Reihe von schlechten Erfahrungen belehrt, verlegte ich die Operationsstelle von der Mitte des Körpers weiter nach vorn, dabei von der Beobachtung ausgehend, dass hier die Dicke und Widerstandsfähigkeit der Leibeswand eine größere sei. Nunmehr erzielte ich auch bessere Resultate. Operirte ich auf der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Körperdrittel, so kam eine Trennung der Vereinigung nur noch selten vor.

Was die vom Kopfstück abgeschnürten kleinen Segmentkomplexe, welche der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben, anbelangt, so konnte ich feststellen, dass dieselben meist nicht lebensfähig waren. Nur in solchen Fällen, in welchen die Amputation erst am 3. oder 4. Tage nach der Operation erfolgte, erhielten sich in vielen Fällen die abgestoßenen nur wenige Segmente zählenden Stückchen frisch und verwuchsen mit dem Schwanzstück. Ich bediente mich sogar dieser Art von Autotomie mit Vortheil bei einer Versuchsreihe, um eine Transplantation eines wenige Segmente zählenden Stückchens überhaupt zu Stande zu bringen. Näheres findet sich in dem betreffenden Abschnitt angegeben.

Aus den angeführten Beobachtungen geht hervor, dass die Autotomie mit ziemlicher Sicherheit vermieden werden kann, wenn man die Operationsstelle weit genug nach vorn verlegt. Eine scharfe Grenze des nicht amputirenden Vorderkörpers konnte ich im Allgemeinen nicht feststellen.

Es fragt sich nun, welcher Umstand in den angeführten Fällen als direkte Ursache der Selbstamputation anzusehen ist. Die einfache quere Durchschneidung des Körpers zieht, wie ich mich an zahlreichen Fällen überzeugen konnte, keine Autotomie nach sich; dieselbe tritt erst ein während oder nach der Vereinigung. – Das angesetzte Schwanzstück betheiligt sich erst an der Vorwärtsbewegung, wenn es vom Kopfstück angezogen wird. Das letztere erfährt dabei oft eine starke Dehnung in seinen hinteren Partien. Noch stärker wird die Dehnung, wenn die vereinigten Theilstücke gegensinnige Fluchtbewegungen ausführen. Diese Dehnung könnte auf reflektorischem Wege die Autotomie auslösen, und dies erscheint mir auch am plausibelsten. Indessen ist es auch nicht unwahrscheinlich, dass die eingelegten Nähte bei der Bewegung, oder schon das Durchstechen der Körperwand mit der Nadel einen die Autotomie auslösenden Reiz auszuüben im Stande sind.

Sämmtliche oben angeführte Arten zeigen die Autotomie. Ob bei einigen von ihnen die Fähigkeit zur Autotomie größer ist als bei andern, habe ich genauer nicht untersucht.

Autotomie in Folge der Einwirkung des Chloroformwassers auf die Thiere habe ich außerordentlich selten beobachtet. Chloroformdämpfe bedingen häufiger Autotomie.

Endlich wurde häufig die Selbstamputation beim Absterben der Würmer beobachtet. Von den vielen beobachteten Fällen sei hier nur einer genauer beschrieben.

Versuch Nr. 226. Am 7. September 1896 normale Vereinigung von Schwanzstücken nach Entfernung der fünf ersten Segmente bei Allol. terrestris. Am 4. Tage nach der Operation fand ich bei einem Versuchsthier das eine Theilstück im Absterben begriffen, es reagirte nur noch schwach auf Reize. An seinem aboralen Ende hat es vier Stücke (von 12—39 Segmenten) amputirt. Die Zerreißung betrifft nur den Hautmuskelschlauch. Die inneren Organe stehen noch in Zusammenhang. Die Trennung ist in allen Fällen zwischen zwei Segmenten erfolgt. Das ganze Thier, dem das betr. Schwanzstück vor der Vereinigung zugehörte, zählte 168 Segmente. Die vorderste Zerreißung fand unter meinen Augen zwischen dem 94. und 95. Segment statt. Während der Beobachtung bildeten sich weiter nach vorn noch zwei Einschnürungen, und zwar am 47. und am 55. Segment. Trotz mehrstündiger Beobachtung konnte ich an diesen Stellen eine Durchschnürung des Hautmuskelschlauches nicht beobachten.

Den Vorgang der Autotomie konnte ich an der zwischen dem 94. und 95. Segment gelegenen Einrissstelle genau verfolgen. Während der ganzen Beobachtungszeit der Durchschnürung bemerkte man ein andauerndes krampfhaftes Zucken des Körpers, hervorgerufen durch rasch auf einander folgende kräftige Kontraktionen der Längsmuskeln, besonders an der Dorsalseite. Man konnte deutlich sehen, wie der zwischen dem 94. und 95. Segment gelegene Riss, der Anfangs noch ziemlich klein war, immer größer wurde. An den Zuckungen betheiligte sich auch das abzuschnürende Stück (während die drei übrigen abgeschnürten Stücke abgestorben waren). Die Kontraktionen der Muskulatur an der Dorsalseite waren oft so heftig, dass die betreffenden Theile des Körpers sich nach der Dorsalseite hin krümmten.

War es nach Beobachtungen dieser Art schon wahrscheinlich, dass die Autotomie durch Muskelaktion hervorgerufen wird, so gewann diese Annahme noch mehr an Boden durch folgenden Versuch:

An einem eben abgestorbenen, aber noch nicht in Fäulnis übergegangenen Wurm wurde mittels zweier Pincetten ein Dehnungsversuch angestellt. Es zeigte sich, dass dieses Thier einen ziemlich starken Zug aushielt, ohne zu reißen, konnte es doch um mehr als die Hälfte seiner ursprünglichen Länge gedehnt werden. Bei weiterer Steigerung der Dehnung trat eine Zerreißung des Hautmuskelschlauches nahe dem aboralen Ende ein (und zwar auf der Grenze zweier Segmente). Ein ähnlicher Dehnungsversuch an einem gesunden, normalen Thier derselben Art (Allol. terrestris) und Größe zeigte, dass dieser Wurm bereits bei einer ganz minimalen Dehnung in den hinteren Segmenten zerriss, der beste Beweis, dass die Zugkraft z. B. bei der Autotomie der vereinigten Thiere nicht direkt, sondern indirekt als reizauslösendes Moment wirkt.

Die Autotomie ist vielmehr eine direkte Folge der Muskelthätigkeit des lebenden Wurmes. Dieser Schluss erscheint Angesichts zweier so wichtiger Thatsachen (Beobachtung der Muskelaktion und Dehnungsversuch) völlig berechtigt.

An diese und ähnliche Beobachtungen möchte ich noch folgende Bemerkungen anschließen:

1) Das Absterben des Wurmes beginnt am hinteren Ende und schreitet successive nach vorn fort.

2) Um sich der im Absterben begriffenen Theile des Körpers zu entledigen amputirt der Wurm.

Es ist ziemlich sicher, dass die Selbstamputation ein rein reflektorischer Vorgang ist, bei welchem hier als Reiz die nach dem Absterben sich bildenden Zersetzungsprodukte der Gewebe und Gewebsflüssigkeiten wirken.

Die Autotomie erfolgt nicht genau auf der Grenze zwischen abgestorbenem und gesundem Gewebe, sondern eine Strecke weit in letzterem, da einerseits für die Zerreißung die Aktion der Muskeln von zwei Seiten aus vortheilhafter ist (vielleicht kann nur so eine Zerreißung erfolgen), andererseits aber der gesunde Theil möglichst einer Infektion zu entgehen suchen muss. Kommt es bei der durch die Autotomie gesetzten Wunde von Neuem zur Infektion, so stirbt das nunmehrige hinterste Ende des Körpers auch ab, und es ist so die Veranlassung zu einer zweiten Amputation gegeben etc., bis der Process bis zur vorderen Grenze der Autotomie angelangt ist. In der Gegend dieser Grenze versucht der Wurm zwar noch zu amputiren, was durch die beobachteten Einschnürungen beim 47. resp. 55. Segment dargethan wird, aber es kann zu keiner vollständigen Durchschnürung

des Körpers mehr kommen, sei es dass im Vorderkörper die Stärke der Cuticula eine größere ist, sei es aus anderen noch unbekannten Ursachen. Wir würden also hier die Selbstamputationsgrenze in der Gegend dicht hinter dem 55. Segment zu suchen haben.

Erfolgt der Process des Absterbens so schnell, dass es nicht zur Autotomie im hinteren Theile des Wurmes kommen kann, so beobachten wir überhaupt keine Autotomie. Also eine unbedingt nothwendige Begleiterscheinung des Todes ist die Selbstamputation nicht. Bei Lumbricus rubellus z. B. ist das Absterben ohne Autotomie häufiger, als umgekehrt.

Anhang II. Beobachtungen betreffend die Lebensenergie der Regenwürmer.

Ich möchte hier eine Eigenschaft der Regenwürmer besprechen, der ich bei einer ganzen Reihe von Versuchen allein einen Erfolg verdanke; es ist dies die geradezu enorme Lebenszähigkeit der Würmer. Merkwürdigerweise ist über diese Eigenschaft nur wenig bekannt, und zwar wohl desshalb, weil die meisten Autoren bei ihren Versuchen die Thiere in ihrem natürlichen Element, in Erde, hielten, welche ihnen im Allgemeinen ziemlich normale Lebens- und Ernährungsbedingungen gewährte. Überstanden die so gehaltenen Würmer die Folgen der mit ihnen angestellten Versuche und regenerirten, was vielfach nicht der Fall war[1]), so konnte es nicht Wunder nehmen, wenn die Thiere in den mit Erde gefüllten Gefäßen sich lange Zeit hielten.

Die Autoren, welche die Würmer in einem anderen Medium, als Erde, zu halten versuchten, machten im Allgemeinen keine guten Erfahrungen.

---

[1]) Ich will hier bemerken, dass operirte Würmer, gleichgültig, welcher Art die Operation war, wenn sie sofort in Erde eingesetzt werden, in großer Zahl zu Grunde gehen, während dies nicht geschieht, wenn man sie in Fließpapier hält. Die Ursache dieser Erscheinung liegt wohl zweifellos darin, dass die Wunden in Erde viel leichter inficirt werden, als in Fließpapier. Dies erkennt auch Hescheler (53a) in seiner soeben erschienenen Arbeit an. Derselbe hielt neuerdings seine Versuchsthiere »zum Theil« ebenfalls in feuchtem Fließpapier. »Dieses Vorgehen scheint in so fern vortheilhaft, als die Sterblichkeit bedeutend herabgemindert wird.« Hätte Hescheler schon früher seine Würmer, und neuerdings seine sämmtlichen Würmer, nach dieser Methode behandelt, so würde er wahrscheinlich in vielen Fällen auch in Bezug auf die Regenerationsfähigkeit bessere Resultate erzielt haben.

In erster Linie verwandte man Wasser, in welchem die Würmer ganz gut eine beschränkte Zeit sich erhalten können. So berichtet Heschieler (53), dass er Würmer bis zu 48 Tagen in reinem Wasser gehalten hätte. Diese Zeit ist aber auch, abgesehen von einer Angabe Perrier's (80), welcher »plusieurs Lombrics de grande taille« fast 4 Monate in Wasser untergetaucht hielt, die längste, die mit genauen Daten in der Litteratur angegeben ist.

Kükenthal (Biol. Centralbl. 8. Bd. 1888—89) und Friedlaender (43) hielten ihre Würmer in hohen Glasgefäßen mit feuchtem Fließpapier. Die Thiere ertragen nach Friedlaender »wenigstens 2 bis 4 Wochen, und wahrscheinlich auch länger, die ungewöhnliche und sicher wenig oder gar nicht nährende Kost«. Für Versuchsthiere, welche längere Zeit gehalten werden sollen, empfiehlt Friedlaender dieselben in Erde zu setzen. Rievel (83) vermochte sich regenerirende Regenwürmer bis über 2 Monate in feuchtem Fließpapier zu halten. Meines Wissens war Kükenthal der Erste, der die Fließpapiermethode bei Regenwürmern anwandte.

Die Erfahrungen, welche ich mit dem Halten der Würmer in Fließpapier gemacht habe, übertreffen diejenigen der genannten Autoren noch bei Weitem. Zugleich bildeten viele der so gehaltenen Würmer ein werthvolles Material zum Studium der Lebensenergie dieser Thiere.

Nachstehend gebe ich aus meinen Tagebüchern die Daten über einige in dieser Beziehung besonders interessante Versuche. Es handelt sich dabei um echte Inanitionsversuche, bei welchen die Thiere aus Mangel eines Mundes verhindert waren, irgend welche Stoffe in ihren Darm aufzunehmen. Die Versuche, bei welchen die Würmer im Stande waren Fließpapier aufzunehmen und das sind weitaus die meisten) führe ich desshalb nicht hier an, weil dieselben bei der noch herrschenden Unklarheit über die Frage, ob die Regenwürmer Cellulose zu verdauen im Stande sind, nicht völlig einwandsfrei erscheinen. Ferner übergehe ich auch die Vereinigungen von Schwanzstücken, bei welchen sich nachträglich Kopfregenerate an der Vereinigungsstelle bildeten, obgleich auch hier bis zum Eintritt der Nahrungsaufnahme seitens der neuen Köpfe meist eine ziemlich lange Zeit verfloss.

Es kommen hier nur zunächst in Betracht die Vereinigungen von Schwanzstücken, bei welchen keine Kopfregenerate gebildet wurden:

1) Versuch Nr. 66. — 1 Thier — Allol. terrestris, mittelgroß. —

Operation am 2. December 1895. — Am 7. Februar 1896 wurden den gut vereinigten Theilstücken die Afterenden abgeschnitten und durch Vereinigung der Wundflächen wurde ein Ring gebildet, welcher indessen am folgenden Tage durch Autotomie des einen Theilstückes wieder getrennt wurde. — Am 12. Februar 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Während der ganzen Beobachtungszeit (also 2 Monate 10 Tage) wurde das Thier in Fließpapier gehalten.

2) Versuch Nr. 284. — 1 Thier — Allol. terrestris, mittelgroß. — Operirt am 5. November 1896. — Gehalten in Fließpapier bis zum 15. Mai 1897 (also 6 Monate 10 Tage). Das Thier lebt jetzt noch und wird weiter beobachtet.

3) Versuch Nr. 285. — 2 Thiere — Allol. terrestris, mittelgroß. — Operirt am 5. November 1896. Das eine Thier wurde in Fließpapier bis zum 2. Februar 1897 (also 2 Monate 28 Tage), das andere bis zum 15. Mai 1897 (also 6 Monate 10 Tage) gehalten. Letztgenanntes Thier lebt jetzt noch und wird weiter beobachtet.

4) Versuch Nr. 163. (Fig. 12.) — 1 Thier — Allol. terrestris, mittelgroß. — Operirt am 2. Juni 1896. Am 10. Juli wurden den gut vereinigten Theilstücken die Schwanzenden bis zum 34. resp. 31. Segment der ursprünglich vollständigen Würmer entfernt und durch die Vereinigung der Wundflächen ein Ring gebildet. Am 22. August 1896 wurde derselbe in dem etwas längeren Theilstück, dicht hinter dessen Muskelmagen, durchschnitten. Bis zum 25. April 1897 lebte das Thier in Fließpapier, ohne ein Kopf- und Schwanzregenerat gebildet zu haben. Am 1. Mai 1897 fand ich das Thier todt vor. Alter also 10 Monate 23 Tage.

5) Versuch Nr. 65. — 1 Thier — Allol. terrestris, mittelgroß. — Operirt am 30. November 1895. Am 6. Januar 1896 wurde am Afterende des einen Theilstückes ein 28 Segmente umfassendes Stück abgeschnitten. Am 20. Januar hatte sich ein neuer After gebildet. Am 5. December 1896 fand ich das Thier abgestorben vor, nachdem es am 26. Nov. noch am Leben gewesen war. Alter also (bis auf 4 Tage) 1 Jahr. Während der ganzen Zeit wurde das Thier in Fließpapier gehalten.

Ferner ist hier der Versuch Nr. 168 anzuführen, bei welchem es sich um die Transplantation eines Leibeswandstückes auf eine orale Querwunde handelte. Regeneration des Kopfes fand auch hier nicht statt (Fig. 24). Das Thier wurde am 11. Juni 1896 operirt und lebte unverändert in Fließpapier bis zum 11. September 1896, also 3 Monate. An dem letztgenannten Tage wurde das Thier konservirt

Endlich möchte ich hier noch zwei interessante Versuche anführen, die sich auf die Regeneration des Vorderendes beziehen. Ich erwähne dieselben hier nur in so weit, als sie in Bezug auf die Lebensenergie der Würmer in Frage kommen:

1) 1 Thier — Allol. terrestris. — Operirt am 17. März 1896. — Das Vorderende ist bis zum Clitellum abgeschnitten worden. Das Thier wurde mit einem andern, welches bis zum 28. Juli 1896 sieben vollständige Segmente regenerirte, in Fließpapier gehalten. Die Wunde hatte sich bald nach der Operation in typischer Weise geschlossen. Am 29. September 1896 zeigte sich an der ehemaligen Wundstelle eine kleine aber deutliche Kopfregenerationsknospe. Am 16. Okt. 1896 erschien das Thier etwas matt, es wurde in Folge dessen konservirt. Das Kopfregenerat ist noch fast ebenso klein, wie am 29. September. Es zeigt zwei bis drei kleine verkümmerte Segmente. Der Darm blieb leer, Nahrung konnte der neugebildete Kopf also nicht aufnehmen.

2) Versuch Nr. 155. — 7 Thiere — Allol. terrestris, mittelgroß, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. Es ist das vordere Körperdrittel entfernt worden. Vor der Operation waren die Thiere 10 Tage in feuchter Leinwand gehalten worden, um die abgeschnittenen Vorderstücke (erstes Körperdrittel zu Transplantationszwecken verwenden zu können. Die Wunden schlossen sich bald nach der Operation in typischer Weise. Bei zwei Thieren bildete sich bis zum 17. Juni ein 1 cm langes Schwanzregenerat aus. Am 2. Februar 1897 sind noch alle 7 Thiere frisch. Der Wundverschluss ist unverändert. 1 Thier wurde konservirt (Alter also 8 Monate 12 Tage). Am 18. Februar zeigte sich bei einem Thier ein deutliches kleines Kopfregenerat von vier Segmenten. Alle anderen Thiere unregenerirt. Am 25. April 1897 ergiebt sich derselbe Befund. Am 1. Mai wurde ein Thier (unregenerirt) todt aufgefunden (Alter desselben also 11 Monate 4 Tage). Alle andern sind noch am Leben. Am 7. Mai sind weitere 3 Thiere (alle unregenerirt) gestorben (Alter also 11 Monate 16 Tage). Am 15. Mai 1897 sind 2 Thiere (1 mit, 1 ohne Kopfregenerat) am Leben (Alter also (bis auf 6 Tage) 1 Jahr). Der Darm des regenerirten Thieres ist leer. Nahrung kann also noch nicht von dem neugebildeten Kopf aufgenommen werden. Sämmtliche Thiere wurden während der ganzen Beobachtungszeit in Fließpapier gehalten.

Aus den vorstehenden Beobachtungen geht hervor, dass die Regenwürmer (insbesondere Allol. terrestris, um welche es sich in

allen beobachteten Fällen handelt) eine geradezu enorme Widerstandsfähigkeit und Lebensenergie besitzen. In sämmtlichen aufgeführten Fällen handelt es sich um echte Inanitionsversuche; denn es fehlt (zwei Fälle, wo die Thiere einen vorläufig aber noch nicht funktionsfähigen Mund besitzen, ausgenommen) überhaupt ein Mund. Eine Nahrungsaufnahme war also von vorn herein überhaupt unmöglich, selbst wenn die Thiere in einem Medium gelebt haben würden, welches ihnen Nährstoffe bot, z. B. Erde. Erscheint somit die Aufnahme jeglicher Trockensubstanz ausgeschlossen, so ist es doch wahrscheinlich, dass die Würmer Wasser aufzunehmen im Stande waren, sei es durch die Haut, sei es durch den After. Das Wasser, mit welchem das Fließpapier befeuchtet wurde, war gewöhnliches Leitungswasser. Die in diesem gelösten allerdings geringen Mengen von Stoffen (Salzen) kommen somit auch den Thieren zu Gute. Aber diese Stoffe spielen bei der geringen Menge keine Rolle. Ich bemerke hier zum wiederholten Male ausdrücklich, dass in die die Würmer enthaltenden Gefäße nur das mit Leitungswasser angefeuchtete Fließpapier, sonst aber keine andere Substanz hineingebracht wurde.

Weiterhin ist bemerkenswerth, dass mit einer Reihe von Thieren, wie aus vorstehenden Daten hervorgeht, während der Inanitionsperiode noch weiter experimentirt wurde. Nicht nur ertragen sie die verschiedensten operativen Eingriffe ganz gut, sie regeneriren sogar auch noch in manchen Fällen! Ich will noch erwähnen, dass meist die Thiere völlig bewegungslos in ihrem Behältnis liegen, nur auf Reize hin führen sie träge Bewegungen aus.

Im Allgemeinen kann man, wie aus vorstehenden Versuchs-Daten hervorgeht, also annehmen, dass Regenwürmer (es ist immer Allol. terrestris gemeint) bei Wasserzufuhr im günstigsten Falle ungefähr ein Jahr ohne Nahrung zu leben vermögen. Leider war ich nicht in der Lage diese für die Physiologie gewiss nicht unwichtige Thatsache weiter verfolgen zu können.

Eintheilung der Transplantationen.

Bevor ich zu einer selbständigen Gruppirung meiner Versuche schreite, ist es erforderlich auf die bereits bestehenden Eintheilungen des Stoffes in Kürze einzugehen.

Delage (30) unterscheidet vier verschiedene Arten der Pfropfung:

I. »La pièce excisée est remise a sa place primitive.« »La greffe de la pièce excisée a une place correspondante chez un autre individu

de la même espèce ne diffère de la précédente en rien d'essentiel, mais la coaptation des parties affrontées ne saurait être aussi parfaite.«

II. »La pièce excisée est transplantée a un autre endroit chez le même individu ou chez un individu de même espèce.«

III. »La pièce excisée est fixée au point correspondant sur un individu d'une autre espèce.«

IV. »La partie excisée est fixée sur un individu d'espèce différente à une place différente.«

Dabei geht Delage von der Voraussetzung aus, dass das zu pfropfende Stück eine dauernde selbständige Existenzfähigkeit im freien Zustand nicht besitzt; es wird bis zur Verwachsung mit dem neuen Mutterboden von diesem nicht ernährt und muss daher bis zu dem Zeitpunkt lebensfähig bleiben können. Ein wesentlicher Unterschied zwischen Pfropfungen von Theilen desselben Individuums und solchen von verschiedenen Individuen derselben Art besteht nach Delage nicht.

Giard (17) macht den Vorschlag drei Arten der Pfropfung zu unterscheiden. Er sagt: »J'appelle autoplastique la greffe d'une partie empruntée à un être vivant et soudée sur cet être lui-même. Cette greffe peut être le raccord d'une partie amputée remise en place avec ou sans changement dans son orientation ou encore la transplantation de cette partie en une région différente de l'organisme dont elle provient. Il y a greffe homoplastique, quand la greffe et le sujet greffé appartiennent à des individus différents de la même espèce; greffe hétéroplastique, quand la greffe et le sujet appartiennent à des espèces distinctes plus ou moins voisines.«

Diese Eintheilung Giard's hat gegenüber der von Delage gewisse Vorzüge: Zunächst ist sie allgemeiner anwendbar, während die Gruppirung Delage's hauptsächlich nur für höhere Thiere und Pflanzen zugeschnitten zu sein scheint. Ferner giebt sie eine kurze und treffende Nomenklatur, die auch mit Recht die Pfropfung unter verschiedenen Individuen derselben Art besonders benennt.

Für die vorliegende Arbeit habe ich die Nomenklatur Giard's durchweg verwerthet, ohne indessen eine Eintheilung der gesammten Versuche darauf zu gründen. Die letztere ist vielmehr von anderen und, meiner Ansicht nach, wichtigeren Gesichtspunkten aus vorgenommen worden, als wie sie durch das besondere Hervorheben der gegenseitigen Art- und individuellen Unterschiede der Theilstücke gegeben werden.

Von grundlegender Bedeutung für die Auffassung der Transplantationen, mögen sie an Pflanzen, an höheren, wie niederen Thieren vorgenommen werden, ist die Frage: Besitzt das zu transplantirende Stück die Fähigkeit im freien Zustand, also abgelöst von seinem ursprünglichen Mutterboden, weiter zu existiren und außerdem die ihm fehlenden Theile zu regeneriren? Oder ist andererseits die Lebensfähigkeit des zu transplantirenden Stückes eine derartig beschränkte, dass dasselbe ohne Transplantation binnen kurzer Zeit zu Grunde geht?

Der erste Fall ist der bei Anneliden am häufigsten vorkommende, da Lebensfähigkeit und Regenerationsvermögen dieser Gruppe derartig entwickelt sind, dass selbst kleine, aus einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Segmenten bestehende Theilstücke nicht nur weiter leben, sondern oft auch im Laufe der Zeit wieder zu einem vollständigen Wurm werden.

Bei der Vereinigung von derartig lebens- und regenerationsfähigen Theilstücken wird natürlich der Heilungs- und Verwachsungsprocess von beiden Stücken seinen Ausgang nehmen und so sich rasch vollziehen. Dieser Process kommt einer einfachen Wundheilung nahe.

Trotz der enormen Reproduktionsfähigkeit der Anneliden giebt es aber doch eine gewisse Grenze bei weiterer Zerstückelung des Körpers, wo die Lebenskraft der Theilstücke ein Ende hat; so sind z. B. Stückchen, die aus ein bis drei Segmenten bestehen, nicht dauernd lebensfähig, und auch solche mit vier bis acht Segmenten sterben in vielen Fällen. Ferner gehören zu den nur eine kurze Zeit lebensfähigen Körperbruchstücken herausgeschnittene Theile des Hautmuskelschlauches und der inneren Organe. Werden solche Stücke transplantirt, so müssen sie von ihrem neuen Mutterboden ernährt werden, und die Verwachsung geht allein von diesem aus. Das gepfropfte Theilstück verhält sich also vollkommen passiv. Wenn man bisher von »Transplantation« sprach, so meinte man fast stets diese Art von Vereinigungen, die man als »Transplantationen im engeren Sinne« bezeichnen könnte.

Von diesen Gesichtspunkten aus glaubte ich die Eintheilung meiner gesammten Versuche in die beiden Hauptgruppen:

A. Transplantation von Körpertheilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit und

B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft

vornehmen zu müssen.

Der zweite Hauptpunkt, der für die Gestaltung der Transplantationsversuche in Betracht kommt, ist die Frage nach der Polarität des Thierkörpers; wir haben nach dieser Richtung hin Vereinigungen gleichnamiger und ungleichnamiger Pole zu unterscheiden. Innerhalb dieser Versuchsgruppen sind die verschiedenen vielgestaltigen Versuchsreihen untergebracht.

A. Vereinigung von Körpertheilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit.

1. Vereinigungen ungleichnamiger Theilstücke.

Diese Untergruppe umfasst solche Vereinigungen, deren Endresultat in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle ein mit Kopf und Schwanz ausgestattetes, in seinem Aufbau aber vielfach verändertes Individuum darstellt. Nur die Vereinigungen in normaler Stellung der Theilstücke liefern Individuen, die sich äußerlich nach Ablauf einer bestimmten Zeit nicht von normalen Thieren unterscheiden.

a. Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung.

Mit diesen Versuchen begann ich am 17. Juli 1895 meine Studien über die Transplantation bei den Lumbriciden.

Die Zahl der auf diese Versuchsreihe entfallenden Vereinigungen ist 162. Wenn davon verhältnismäßig wenige (48) Versuche derart gelangen, dass die Thiere eine längere Zeit zu leben vermochten, so ist dies der im Anfange meiner Untersuchungen noch zu wenig entwickelten Technik zuzuschreiben. Unter diesen 162 Versuchen sind 59 heteroplastische Vereinigungen, die übrigen 103 betreffen auto- und homoplastische Pfropfungen.

α. Auto- und homoplastische Vereinigungen.

Sobald die operirten Thiere aus der Betäubung erwachen, kriechen sie zuerst langsamer, dann beschleunigter in ihrem Glasbehältnis umher. Die Koordination der Bewegung beider Theilstücke ist meist so gut wie gar nicht gestört, sofern nicht besondere Reize eine autonome

Bewegung eines Theilstückes bedingen. Was die Kontraktionswellen des Körpers bei der Lokomotion anbelangt, so konnte ich Folgendes feststellen: Die das Kopfstück entlang laufende »Verdünnungswelle« (FRIEDLAENDER [43]) erlischt, sobald sie die Operationsstelle erreicht hat. In diesem Augenblick befindet sich das ganze Schwanzstück noch in vollkommener Ruhe. Die der Verdünnungswelle folgende »Verdickungswelle« (FRIEDLAENDER) verläuft bis zur Operationsstelle und hört hier ebenfalls auf, zugleich wird durch sie auf die ersten Segmente des in Ruhe befindlichen Schwanzstückes ein »Längszug« (FRIEDLAENDER [43]) ausgeübt, wodurch eine »passive Dehnung« dieser Segmente hervorgerufen wird. Hat diese passive Dehnung eine genügende Stärke erreicht, so erfolgt reflektorisch eine Verdickung der gedehnten Segmente, während zugleich die Dehnung als »aktive Verdünnung« die benachbarten hinteren Segmente ergreift[1]).

Verdünnungswelle sowohl als Verdickungswelle erreichen also an der Operationsstelle ihr Ende. Die Verdünnungswelle des Kopfstückes setzt sich nicht auf das Schwanzstück fort, sondern die Verdünnung des letzteren ist erst eine Folge des durch die Verdickungswelle des Kopfstückes bewirkten Längszuges, und durch letzteren entsteht am Schwanzstück reflektorisch eine ganz neue Verdickungswelle, die nicht eine Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes ist. Man kann sagen.

---

[1]) Besonders betonen möchte ich den Umstand, dass dieses Fortschreiten der Verdünnungswelle und der Beginn der Verdickungswelle genau gleichzeitig geschieht, dass also die fortschreitende Verdünnung nicht passiv in Folge des durch die Verdickung bewirkten Längszuges, sondern aktiv zu einer Zeit erfolgt, wo die Wirkung eines solchen Längszuges noch nicht in die Erscheinung treten kann. Man muss also annehmen, wie bereits FRIEDLAENDER (43) vermuthet, dass jede Verdünnung selbst reflektorisch die gleiche Aktion in den nach hinten benachbarten Segmenten hervorruft. FRIEDLAENDER sucht den von der Verdünnung ausgeübten Reiz, der die Reflexaktion veranlasst, in der »passiven Verdickung« oder dem »Längsdruck«, den die sich streckenden Segmente nach hinten zu ausüben. FRIEDLAENDER gelang es indessen nicht, diese »passive Verdickung« nachzuweisen. Thatsächlich kommt aber eine solche »passive Verdickung«, die allerdings bei normalen Thieren und auch bei der Vereinigung ungleichnamiger Theilstücke nicht zu sehen ist, vor, und zwar bei vereinigten Schwanzstücken; hier tritt sie deutlich in die Erscheinung, da ein Ausweichen der Segmente nach vorn unmöglich ist. Das Vorkommen der »passiven Verdickung« oder auch die »Tendenz zu einer solchen« ist somit bewiesen, und sie muss auch bei jeder Bewegung des Wurmes wirksam sein; ihr ist, wie auch FRIEDLAENDER glaubt, der Reiz zuzuschreiben, der das Fortschreiten der Verdünnungswelle überall bedingt. Für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes überhaupt sind die vorstehend erörterten Thatsachen von Bedeutung.

dass das Schwanzstück in seiner Wellenbewegung um eine Phase (d. i. eine Wellenlänge) hinter dem Kopfstück zurückbleibt. Die Koordination der Bewegung wird dadurch nicht gestört.

Genau dieselben Beobachtungen konnte ich bei der Bewegung von »Würmern mit Bauchmarklücke« machen, die ich nach Friedlaender's Methode operirt hatte. Friedlaender (13) giebt an, dass nur die Verdünnungswelle durch die Resektionsstelle des Bauchmarks aufgehalten werde, während die Verdickungswelle dieselbe aber »überspringe«. Diese die Verdickungswelle betreffende Angabe ist, wie aus obigen Auseinandersetzungen zur Genüge hervorgeht, nicht zutreffend. Beide Kontraktionswellen werden durch die Resektions- resp. Vereinigungsstelle aufgehalten; die Wellenbewegung des Schwanzstückes ist nicht die Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes, sondern ihrem Ursprung nach eine völlig andere, die eine Phase (d. i. eine Wellenlänge) hinter der Bewegung des Kopfstückes zurückbleibt.

Ein Wulst, wie er sich bei Friedlaender's »Würmern mit Bauchmarklücke« stets an der Resektionsstelle findet, tritt bei den Transplantationen für gewöhnlich nicht auf, da ja das Bauchmark auch hier keine eigentliche Lücke aufweist. Nur in wenigen Fällen war ein deutlicher Wulst an der Vereinigungsstelle nachzuweisen, und zwar handelte es sich dabei stets um solche Thiere, deren innere Organe beim Durchschneiden derartig hervorgequollen waren, dass der Vorfall mit der Schere entfernt werden musste. Solche Thiere hatten natürlich nach der Vereinigung eine wirkliche Lücke im Bauchmark.

Bei Reizungsversuchen reagirte nur das direkt vom Reiz getroffene Theilstück. Starke Reize riefen »Fluchtbewegungen« des gereizten Stückes hervor, und zwar in dem Sinne, dass sich der Körper dem Reize entzog. Veranlasste ich das Kopfstück zur Bewegung nach vorn, so schloss sich das Schwanzstück meist dieser Bewegung an, oft aber auch ließ es sich in maximal längskontrahirtem Zustande einfach nachschleppen, ohne sich auch nur im geringsten mit Kontraktionen an der Bewegung zu betheiligen. Das Gleiche geschah häufig mit dem Kopfstück, wenn das Schwanzstück nach hinten floh. Die Längskontraktion der nachschleppenden Stücke war dabei stets maximal, so dass eine passive Dehnung nicht zu Stande kommen konnte. Auf derartig stark kontrahirte Theilstücke ist auch der von Edinger (33) für die Lokomotion so bedeutungsvoll gehaltene Reiz, welchen die Unterlage auf den über sie hinweggezogenen Wurmkörper ausüben soll, wirkungslos.

Veranlasste ich eine Vorwärtsbewegung des Schwanzstückes, so wurde meist das Kopfstück, ohne sich an der Bewegung zu betheiligen, von ersterem bei Seite geschoben.

Durch entsprechende Reizapplikation war es auch möglich, die Theilstücke zu entgegengesetzten Fluchtbewegungen zu veranlassen, so dass das Kopfstück nach vorwärts, das Schwanzstück nach rückwärts zu fliehen versuchte. FRIEDLAENDER (43) hat diese merkwürdige Art von Bewegung, die er auch bei seinen »Würmern mit Bauchmarklücke« beobachtete, als »gegensinnige Fluchtbewegung« bezeichnet.

Aus dem Vergleich vorstehender Beobachtungen mit denjenigen FRIEDLAENDER's ergiebt sich, dass das durch Transplantation dargestellte Individuum unmittelbar nach der Vereinigung in allen Beziehungen genau dasselbe physiologische Verhalten zeigt, wie die FRIEDLAENDER'schen »Würmer mit Bauchmarklücke«.

Nachdem wir das Verhalten des durch Transplantation gewonnenen Thieres unmittelbar nach der Operation kennen gelernt haben, wollen wir nunmehr den weiteren Gang der Vereinigung verfolgen.

Nach 5—8 Tagen stoßen sich sämmtliche Nähte spontan ab, indem das zwischen der Fadenschlinge eingeschlossene Gewebe nekrotisch wird. Die Verknotung der abgestoßenen Nähte bleibt erhalten. Die Verbindung der Theilstücke wird hergestellt durch ein grauweißes zartes Gewebe, welches Anfangs noch sehr leicht zerreißlich ist; so beobachtete ich z. B. bei einem Versuchsthier, bei welchem die Theilstücke plötzlich auf irgend welche Reize hin »gegensinnige Fluchtbewegungen« ausführten, ein vollständiges Zerreißen des Thieres an der Vereinigungsstelle. Im Allgemeinen sind solche gewaltsame Trennungen doch seltener. An der Operationsstelle findet man häufig größere und kleinere Flocken einer grauen Masse, die zwischen den Nähten sitzt und sich mit diesen abstößt. Die Flocken bestanden bei mikroskopischer Untersuchung zum größten Theil aus hyalinem Schleim, in welchem Fetzen zerfallenen Gewebes, zahlreiche Leukocyten, Bakterien, abgestoßene Borsten und sogar oft lebende Infusorien suspendirt waren.

Nachdem der Darm des Schwanzstückes im Laufe der ersten beiden Tage sich vollkommen geleert hat, bemerkt man nach 4—10 Tagen das Wiederauftreten von Inhalt in demselben, ein Beweis dafür, dass eine Kommunikation der beiden Darmlumina eingetreten ist. Aber auch nach diesem Zeitpunkt fällt bei den meisten Thieren

die andauernde stärkere Füllung des vorderen Darmabschnittes auf. Diese Thatsache ist so zu erklären, dass eine Verengerung des Darmlumens an der Vereinigungsstelle besteht. Bei einem Thier (Versuch Nr. 90) wurde ausnahmsweise ein Abstoßen der Nähte am 3. Tage, und am 4. Tage Darmkommunikation bei tadelloser Vereinigung gesehen.

Was das Blutgefäßsystem anbelangt, so kann man makroskopisch häufig den Zeitpunkt bestimmen, an welchem die dorsalen Blutgefäße in funktionsfähige Verbindung treten. Bei einzelnen Thieren geschah dies nach 7—10 Tagen, bei einem Individuum schon nach 3 Tagen. Deutlich konnte man sehen, wie die Pulswelle ununterbrochen vom Schwanzstück auf das Kopfstück überging.

Nach 9—15 Tagen bemerkt man bei der Lokomotion und bei Reizungsversuchen eine wichtige Veränderung: Die Kontraktionswellen des Hautmuskelschlauches setzen sich ununterbrochen vom Kopf- auf das Schwanzstück fort, passiren also die Vereinigungsstelle.

Reizt man jetzt das Kopfstück schwach, so antwortet die äußerste Spitze des Schwanzstückes durch deutliche Zuckung im Augenblick der Reizapplikation, während der mittlere Körperabschnitt vollkommen in Ruhe bleibt. Auf den Schwanz einwirkende Reize verursachen Zuckung und Bewegung des Kopfabschnittes. Bei starken Reizungen irgend eines Körpertheiles macht das Thier in toto Fluchtbewegungen. Diese Thatsachen lassen darauf schließen, dass eine Verwachsung der Ganglienketten stattgefunden hat, so dass nunmehr eine ununterbrochene Nervenleitung von einem zum anderen Theilstück besteht.

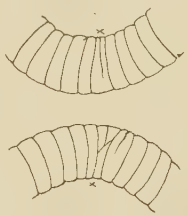
Aus der Art und Weise der Zuckung bei unseren Reizversuchen lässt sich ein interessanter Schluss auf die Funktion eines bestimmten Theiles des Centralnervensystems ziehen. Wie wir gesehen haben, zuckt bei schwacher Berührung des einen Endes nur das äußerste andere Ende des Körpers im Augenblick der Reizung, während das Mittelstück des Körpers in Ruhe bleibt. Wie histologische Untersuchungen des Bauchstranges gelehrt haben, ist der Verlauf der gewöhnlichen Nervenfasern nur ein kurzer, indem sie nur wenige Segmente durchziehen. Die Möglichkeit der Reizübertragung von einer dieser Fasern auf die andere vorausgesetzt, würde die Reizleitung in Folge der vielen Übertragungen immerhin eine derartige Verlangsamung erfahren, dass eine für das bloße Auge wahrnehmbare Zeit zwischen dem Augenblick der Reizapplikation und der Zuckung

des andern Körperendes gelegen wäre. Ferner würde der den Bauchstrang durchlaufende Reiz auf seiner Bahn Kontraktionen auch der mittleren Körperabschnitte auslösen. Die Reizleitung auf dem Wege der gewöhnlichen marklosen Nervenfasern des Bauchstranges erscheint somit unwahrscheinlich. Betrachten wir indessen die sog. LEYDIG-schen Fasern, welche nach FRIEDLAENDER (40, 41) als markhaltige Nervenfasern aufzufassen sind, so finden wir, dass dieselben den Körper in seiner ganzen Länge durchziehen. Sie sind also zu schneller Reizleitung von einem Körperende zum anderen befähigt und vermögen außerdem eine Zuckung des äußersten Körperendes ohne Betheiligung des mittleren Körperabschnittes auszulösen. Wir müssen also vermuthen, dass die »Zuckbewegung« durch die LEYDIG'schen Fasern vermittelt wird. Dieser Gedanke ist zuerst von FRIEDLAENDER ausgesprochen worden. Durch meine Beobachtungen glaube ich eine Bestätigung der Ansicht FRIEDLAENDER's erbracht zu haben.

Wie uns die vorstehend erörterten Thatsachen gelehrt haben, kann unter günstigen Umständen bereits am 9. Tage eine funktionsfähige Verwachsung der wichtigen inneren Organe bestehen, so dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums schon sehr bald hergestellt erscheint.

Während zuerst die Vereinigungsstelle sich als mehr oder weniger deutliche Furche bemerkbar machte, findet allmählich ein derartiger Ausgleich statt, dass dieselbe nach Verlauf von einigen Monaten häufig nur noch mit Schwierigkeiten aufgefunden werden kann. Oft bezeichnet besonders an der Dorsalseite eine stärkere Pigmentirung die ehemalige Operationsstelle; fast konstant aber finden sich an der Verwachsungsstelle und deren benachbarten Metameren Segmentanomalien vor, und zwar nicht nur bei schlecht gelungenen Transplantationen, sondern auch bei solchen, die mit der denkbar größten Exaktheit ausgeführt worden waren. Die Anomalien finden sich an alten Segmenten (neugebildete kommen bei normaler Vereinigung so gut wie gar nicht vor). Ihrem Charakter nach gehören die Anomalien in die von MORGAN (76) aufgestellte Gruppe der »compound metameres«, d. h. die Grenzen verschiedener Segmente weisen Übergänge auf (Textfig. I). Spiralen kommen bei den hier in Rede stehenden Abnormitäten selten vor. In allen Fällen lassen sich letztere auf Übelstände in der

Fig. I.



Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung. Segmentanomalien an der Verwachsungsstelle (×).

Technik zurückführen, sie sind also künstlich hervorgebracht. Die Ursachen können folgende sein:

1) Der Operationsschnitt hat den Körper nicht genau in der Querrichtung getroffen, sondern etwas schief, so dass ein oder mehrere »Halbsegmente« stehen bleiben. Die Anlage der »Schaltsegmente« (Cori [27]) ist hier also unmittelbar gegeben.

2) Das Einlegen der Nähte ist verbunden mit der Bildung von neuen Verwundungen und starken Zerrungen in den benachbarten Partien. Die betroffenen Segmente werden in ihrer normalen Konfiguration mehr oder weniger beeinträchtigt, indem z. B. ein Segment durch eine eingelegte Naht an der betr. Stelle gänzlich zerstört wird, so dass zwei getrennte »Halbsegmente« aus ihm entstehen. Durch den Druck der festgeknoteten Naht auf die von ihr eingeschlossenen Segmenttheile wird meist Nekrose dieser Theile erzeugt, und so werden die verschiedenen Segmentgrenzen gezwungen, sich in mehr oder weniger großem Umfang zu vereinigen. Die von den Nähten herrührenden Anomalien sind die am häufigsten vorkommenden; ihre Ursache lässt sich meist direkt nachweisen.

Abgesehen von diesen kleinen, bedeutungslosen Abnormitäten bilden also die vereinigten Theilstücke nach Verlauf einer verhältnismäßig kurzen Zeit ein neues, vollständiges Individuum, das sich in seiner Gestalt und seinem physiologischen Verhalten nicht von einem normalen Wurm unterscheidet. Sämmtliche Organsysteme beider Theilstücke funktioniren vollkommen einheitlich.

Die Vereinigung der Theilstücke ist eine dauernde. Eine sekundäre Trennung des neuen durch die Transplantation dargestellten Organismus, wie man sie vielleicht vermuthen könnte, findet, sobald einmal eine vollständige Verwachsung eingetreten ist, niemals statt. Eine solche Trennung hätte ja auch nicht den geringsten Zweck, da das neue Individuum ja sämmtliche einem normalen Wurmkörper zukommenden Organe in der richtigen Anordnung enthält und sich nach jeder Richtung hin lebens- und existenzfähig erweist.

So halte ich eine Anzahl homoplastisch vereinigte Versuchsthiere bereits seit geraumer Zeit. Ich möchte hier fünf Individuen besonders erwähnen:

Versuch Nr. 2. (Fig. 2 *a* und *b*.) — 1 Thier — Lumbricus rubellus. Operirt am 18. Juli 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheint das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 22 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 23. — 1 Thier — Lumbricus rubellus. — Operirt am 8. August 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheint das Thier lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 21 Monate 7 Tage.

Versuch Nr. 56. — 3 Thiere — Allolobophora terrestris. — Operirt am 19. November 1895. — Am 15. Mai 1897 erscheinen alle 3 Thiere lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 17 Monate 26 Tage.

Bei diesen sämmtlichen jetzt noch lebenden Versuchsthieren ist die Transplantationsstelle nur noch schwer nachweisbar; bei dem Versuchsthier Nr. 2, welches jetzt seit der Operation bereits 22 Monate lebt, erkennt man sie nur an dem eigenthümlichen Verhalten der Pigmentirung: Das Kopfstück zeigt eine bedeutend stärkere Färbung, als das hellere Schwanzstück, und zwar ist die Grenze zwischen dunkel und hell auffällig und scharf (Fig. 2 *b*). Die Theilstücke dieses Thieres stammten von zwei verschieden stark pigmentirten Individuen (homoplastische Transplantation). Bemerkenswerth ist der Umstand, dass jedes Theilstück auch in der neuen Verbindung seine individuellen Merkmale streng bewahrt. Ich werde auf dieses Faktum noch zurückzukommen haben.

Der beste Beweis für die Einheitlichkeit und Lebensfähigkeit der durch die Transplantation hergestellten Individuen ist endlich eine Thatsache, auf die ich ganz besonderes Gewicht legen möchte: Sämmtliche Versuchsthiere haben während der Beobachtungsdauer bedeutend an Größe zugenommen, und zwar beide Theilstücke in gleicher Weise. (Wir erinnern uns, dass die zu den Versuchen benutzten Würmer meist klein bis mittelgroß und nicht geschlechtsreif waren.) Am auffälligsten ist dieses Wachsthum an dem Versuchsthier Nr. 2. Die Länge des eben operirten Thieres (Fig. 2 *a*) betrug 7 cm, seine Breite $3^1/_2$ mm. Jetzt nach 22 Monaten ist dasselbe Individuum 14 cm lang und 5 mm breit! (Fig. 2 *b*.)

Die erwähnten Versuchsthiere werden noch weiter beobachtet.

β. Heteroplastische Vereinigungen.

Von besonderem Interesse musste es sein zu konstatiren, wie Theilstücke von Thieren verschiedener Arten sich bei der Transplantation verhielten. Dabei kommen folgende Fragen in Betracht, deren Beantwortung für die heteroplastischen Transplantationen überhaupt von grundlegender Bedeutung ist:

1) Ist eine Vereinigung von Theilstücken verschiedener Arten zu einem neuen Individuum möglich, und ist diese Vereinigung eine dauernde?

2) Bleiben die specifischen Artcharaktere der vereinigten Theilstücke erhalten, oder erleiden die ersteren eine bestimmte Umwandlung?

3) Wie verhalten sich die Nachkommen eines durch heteroplastische Transplantation dargestellten Individuums?

ad 1. Wie bereits oben erwähnt wurde, liegen 59 Versuche über heteroplastische Transplantation in normaler Stellung vor. Nicht sehr viele der hergestellten Verbindungen waren indessen dauernde. Vielfach blieben die Stücke eine ganz kurze Zeit vereinigt, um sich dann einfach zu trennen oder zu Grunde zu gehen. Am besten hielten sich in erster Linie die Verbindungen von Allolobophora terrestris und Lumbricus rubellus, wie auch die von Allolobophora caliginosa und Allolobophora cyanea einerseits und Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris andererseits, wohingegen solche von Lumbricus rubellus mit Allolobophora foetida und Allolobophora chlorotica überhaupt unmöglich erschienen. Letztgenannte Vereinigungen könnte man in analoger Weise, wie bei den Pflanzen, als »disharmonische« (Vöchting [95]) bezeichnen.

Von den Versuchsthieren, die nach erfolgter Verwachsung eine längere Zeit am Leben erhalten werden konnten, möchte ich folgende anführen:

Versuch Nr. 121. — 1 Thier — Allolobophora terrestris und Lumbricus rubellus[1]. — Operirt am 6. März 1896. — Nachdem am 9. Juli 1896 das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt gefunden worden war, vermisste ich es bald darauf, es war wahrscheinlich entflohen. — Alter der Vereinigung 4 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 127. — 2 Thiere. — Beide Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris. — Operirt am 19. März 1896. — Tod des einen Thieres am 20. November 1896 (Alter der Vereinigung also 8 Monate 1 Tag). — Bei dem anderen Thier erscheint das Kopfstück am 1. December 1896 sehr matt, in Folge dessen wird das Thier konservirt (Alter der Vereinigung also 8 Monate 11 Tage).

Versuch Nr. 217. — 1 Thier — Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris. — Operirt am 25. August 1896. — Am 15. Mai 1897 wurde das Thier noch lebensfrisch und gut vereinigt gefunden.

[1] Der zuerst genannte Name bezeichnet hier stets das Kopfstück, der zuletzt genannte das Schwanzstück.

— Alter der Vereinigung also 8 Monate 20 Tage. Das Thier wird weiter beobachtet.

Eine Anzahl anderer Versuchsthiere, worunter auch Verbindungen von Lumbricus rubellus mit Allolobophora cyanea und Allolobophora caliginosa, lebten bei guter Vereinigung 1—2 Monate.

Bemerken möchte ich an dieser Stelle noch, dass es mir auch gelungen ist, eine heteroplastische Vereinigung zweier Schwanzstücke, und zwar Allolobophora terrestris mit Allolobophora cyanea, zu Stande zu bringen: Versuch Nr. 174. — 1 Thier. — Operirt am 17. Juni 1896. — Konservirt in lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung am 19. August 1896. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 2 Tage.

Die Verwachsung der inneren Organe findet, so weit sich ein Urtheil auf Grund einfacher Beobachtung bilden lässt, in derselben kurzen Zeit statt, wie bei Auto- und Homoplastik.

Auch die dorsalen Blutgefäße treten in der oben bereits angegebenen Zeit in funktionsfähige Verbindung, so dass die Blutwelle vom Schwanzstück auf das Kopfstück sich direkt fortsetzt; das Blut beider Theilstücke muss sich also mischen.

Reizungsversuche ergeben, dass eine nervöse Verbindung der Stücke vom 10.—15. Tage ab eintritt.

Was die Lokomotion anbetrifft, so gilt auch hier Alles, was für die auto- und homoplastischen Vereinigungen angegeben wurde.

Dauernde Vereinigungen von Theilstücken verschiedener Art sind also zwar nicht so leicht zu erreichen, wie auto- und homoplastische Verbindungen, gelingen aber doch in vielen Fällen, und zwar verschmelzen die Theilstücke zu einem neuen Individuum, dessen Organisation abgesehen von dem Speciescharakter der vereinigten Theilstücke eine einheitliche ist.

ad 2. A priori könnte man geneigt sein anzunehmen, dass mit der Bildung eines neuen Individuums aus zwei Thieren verschiedener Art auch unbedingt eine allmähliche Änderung der Artcharaktere stattfinden müsse, und zwar derart, dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums auch nach dieser Richtung hin erreicht würde. Der Änderungsprocess könnte so sich gestalten, dass als Endresultat ein Individuum mit gemischten Eigenschaften, oder aber mit denjenigen des einen Theilstückes entstände. Im letzteren Falle ginge das eine Theilstück der Eigenschaften seiner Art verlustig, während das andere die seinigen dem ersteren mittheilte.

Eines der am meisten in die Augen springenden Merkmale der verschiedenen Arten ist die differente Färbung des Körpers durch Pigmente. Diese Färbung könnte jedenfalls am leichtesten geändert werden (leichter immerhin, als die morphologischen Charaktere), und hier müsste sich zuerst eine Umwandlung nach der einen oder andern Seite hin bemerkbar machen.

Thatsächlich erkennen wir bei sämmtlichen Versuchsthieren, bei den ältesten Vereinigungen, wie auch bei den jüngsten, auf den ersten Blick die typische Färbung eines jeden Theilstückes, wie sie seiner Art zukommt; auch der Vergleich mit anderen unversehrten Exemplaren der betreffenden Art ergiebt keine Färbungsdifferenz. Bei genauerem Zusehen finden wir auch die übrigen morphologischen Merkmale eines jeden Theilstückes (Gestaltung des Prostomium, Lage des Clitellum, Stellung der Borstenreihen etc.) unverändert. Bemerkenswerth ist auch die Thatsache, dass Schwanzregenerate resp. Zuwachsstücke, welche lange Zeit nach der Verwachsung auftreten, stets genau die Charaktere des betreffenden Schwanzstückes, welches sie erzeugte, tragen.

Man könnte einwenden, dass eine Beobachtungsdauer von $8^1/_2$ Monaten und weniger nicht ausreichend sei, um die Frage endgültig zur Entscheidung zu bringen, und dass vielleicht eine Umwandlung der Artcharaktere erst in bedeutend längerer Zeit sich in bemerkbarer Weise vollziehe.

Dem ist entgegenzuhalten, dass eine Einheitlichkeit des neuen Individuums in Bezug auf seine inneren Organe, wie wir gesehen haben, außerordentlich rasch, und zwar durchschnittlich in einem Zeitraum von 10 Tagen hergestellt wird. Von diesem Zeitpunkt ab könnte also eine Umbildung der Artmerkmale, wenn eine solche überhaupt statt hätte, beginnen, und dann müsste nach Ablauf von fast 9 Monaten der Umbildungsprocess, wenn nicht schon beendet, so doch so weit fortgeschritten sein, dass man seine Spuren zu entdecken vermöchte.

Obwohl es also, wie wir gesehen haben, höchst unwahrscheinlich erscheint, dass über die von mir benutzte Beobachtungszeit hinaus noch eine Umwandlung der Art der einzelnen Theilstücke stattfindet, so werden doch nach dieser Richtung hin die Versuche und Beobachtungen fortgesetzt werden, um auch jeden Zweifel zu zerstreuen.

Vergleichen wir nun kurz mit diesen an den Regenwürmern gewonnenen Resultaten die Beobachtungen Vöchtings' (95) bei ähnlichen Transplantationen im Pflanzenreich.

Die einschlägigen Untersuchungen Vöchting's gingen aus von der Frage: Besteht ein »specifischer und formändernder Einfluss zwischen Reis und Unterlage«? »Können die systematischen Eigenschaften einer Form in der Gestalt specifischer Substanzen übertragen werden?«

Die von diesen Gesichtspunkten aus vorgenommenen Vereinigungen von Pflanzen verschiedener Farben und Formen zeigten, dass »so mannigfaltig die Verbindungen aber auch waren, in keinem Falle fand eine Übertragung der Farbe vom Reis auf die Unterlage oder umgekehrt statt, und ebenso wenig zeigte sich eine Beeinflussung hinsichtlich der Gestalt und Nervatur der Blätter. Reis und Grundstock behielten ihre ursprünglichen Eigenschaften auch in der Verbindung unverändert bei«. »Auch das kleinste Gewebestück bewahrte, wenn in einen umfangreichen, seine eigene Masse um das Vielfache übertreffenden Körper eingefügt, unverändert seine specifischen Eigenschaften.«

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass bei der Vereinigung verschiedener Arten für die Pflanzen, wie für die Thiere, die gleichen Gesetze gelten. Bei beiden bewahrt jedes Glied der Verbindung seine specifischen Artcharaktere, und das Wachsthum resp. die Regeneration eines jeden Gliedes liefert uns Produkte, die ebenfalls genau die Merkmale der betreffenden Art, und nur diese, besitzen.

ad 3. Die interessante Frage nach der Art der Nachkommen der heteroplastisch vereinigten Thiere bin ich nicht im Stande beantworten zu können. Meist verwandte ich auch hier, wie zu allen meinen Versuchen überhaupt, junge, noch nicht geschlechtsreife Thiere, die auch während der Beobachtungszeit noch keine Spur des Clitellums zeigten. Die wenigen Individuen, deren Kopfstücke gut entwickelte Geschlechtsorgane sowie ein Clitellum besaßen, habe ich nicht zur Begattung bringen können. Meiner Annahme nach werden die Nachkommen indessen stets der Art des Kopfstückes, welches die Generationsorgane enthält, angehören; denn, wie wir gesehen haben, erleiden die Artmerkmale der Theilstücke, und somit auch deren Keimzellen, durch die Verbindung mit einer anderen Art nicht die geringste Änderung.

Zum Schlusse dieses Kapitels möchte ich noch der heteroplastischen Vereinigungen Born's, an Amphibienlarven angestellt, Erwähnung thun. Born (11, 12, 12 a) vermochte Verbindungen der Rana-Arten unter einander, ferner von Triton und Rana, Rana

und Bombinator igneus darzustellen und die Thiere kurze Zeit am Leben zu erhalten. Während dieser Zeit durchströmte in manchen Fällen das Blut des einen Komponenten auch den anderen. Beide Komponenten unterschieden sich deutlich durch ihre Färbung und sonstige speciellen Merkmale der betreffenden Arten. Von einer eventuellen Änderung der Artcharaktere finde ich bei Born nichts erwähnt.

b. Vereinigung zweier Theilstücke unter geringer Längsdrehung.

Diese, wie auch die beiden folgenden Versuchsreihen Drehung um 90° und 180°) diente dem Zweck, zu eruiren, ob eine Verbindung der einzelnen Organsysteme auch dann noch zu Stande kommt, wenn die Querschnitte derselben nicht genau einander gegenüber liegen, sondern durch eine Längsdrehung des einen Theilstückes gegen das andere mehr oder weniger weit von einander entfernt sind. Der Grad der Drehung kann so gering sein, dass die betreffenden Organe, z. B. die Ganglienketten, sich noch mit den äußersten Rändern ihrer Querschnitte berühren.

Derartige minimale Längsdrehungen, wie auch etwas größere, kommen unbeabsichtigt häufig anstatt einer exakten normalen Vereinigung vor. Eine solche zufällige kleine Längsdrehung war auch die Veranlassung zu den Versuchen dieses Abschnittes. Es handelte sich in diesem Falle um eine derartige Drehung, dass die beiden Dorsalgefäße um ein Mehrfaches ihrer Breite aus einander lagen. Trotzdem trat nach ca. 14 Tagen eine Verbindung in der Weise ein, dass sich eine funktionsfähige Queranastomose bildete, durch welche sich die Blutwelle von einem Gefäß in das andere fortsetzte. Die Gestalt des Dorsalgefäßes an der Verwachsungsstelle war »bajonettförmig« geworden. Bezüglich des Nervensystems liegen für dieses Versuchsthier keine näheren Angaben vor.

Die meisten der absichtlich ausgeführten Drehungen zeigten eine Vereinigung der Theilstücke unter einem Winkel von ca. 10°—30°. Die Zahl der angestellten Versuche ist 63.

In der ersten Zeit nach der Operation verhalten sich die Versuchsthiere fast genau ebenso, wie normale Vereinigungen. Die Nähte stoßen sich innerhalb der ersten 8 Tage von selbst ab. Die Darmverbindung stellt sich in fast derselben Zeit ein, so dass selbst große Fließpapierballen bald die Vereinigungsstelle zu passiren vermögen.

Eine besondere Beachtung verdient das Verhalten des Nerven- und Blutgefäßsystems. Eine funktionsfähige Verbindung der entsprechenden Organe beider Theilstücke vollzieht sich je nach der Größe des Drehungswinkels in kürzerer oder längerer Zeit. Da die Größe dieses Winkels sich ohne besondere Hilfsmittel nicht genau bestimmen lässt, so kann auch für bestimmte Drehungen keine genaue Zeit angegeben werden. Im Allgemeinen tritt die Verbindung in 3—5 Wochen ein. Das Dorsalgefäß lässt sich dabei mit der Lupe beobachten. Über das Nervensystem geben uns die im vorigen Abschnitt des Genaueren beschriebenen Reizungsversuche Aufschluss. Sobald die nervöse Verbindung eingetreten ist, erhält man deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes bei Reizung des Kopfstückes; ferner machen beide Theilstücke gemeinsame und koordinirte Fluchtbewegungen bei stärkeren Reizungen eines Stückes. Auch in der Art der Lokomotion findet die Einheitlichkeit des Nervensystems ihren Ausdruck.

Eine Gefäßverbindung findet auch bei größerem Drehungswinkel noch verhältnismäßig rasch statt, und zwar durch Vermittelung von Kollateralbahnen. Natürlich erscheint die Zeit, innerhalb welcher eine gemeinsame Cirkulation hergestellt werden kann, mit der Größe des Drehungswinkels verlängert. Makroskopisch sind diese Kollateralkreisläufe natürlich nicht wahrnehmbar.

Die Verwachsung der freien, in einer gewissen Entfernung von einander liegenden, Enden eines Organsystems ist eine interessante und bedeutungsvolle Thatsache, nicht sowohl für das Blutgefäßsystem, weil hier in den kleinen, zahlreichen Gefäßen, die von beiden Theilstücken her in Verbindung mit einander treten können, ein gegebener Weg für den Blutstrom von vorn herein besteht, als vielmehr für das Centralnervensystem, für das solche Hilfsmittel nicht geschaffen sind. Um sich das Gegeneinanderwachsen der Nervenstümpfe überhaupt erklären zu können, ist die Annahme eines »Richtungsreizes« (Herbst [52]), welchen die wachsenden Stümpfe auf einander ausüben, unerlässlich.

Auch Born (12) beobachtete bei seinen Transplantationsversuchen mit Amphibienlarven, dass in einer gewissen Entfernung von einander liegende, gleichartige Organe der beiden Theilstücke verwuchsen; so z. B. vereinigten sich die beiden Rückenmarke in der Weise, dass das ganze Organ »Bajonettform« erhielt; in einem andern Falle waren es die Enden der Urnierengänge, die sich verbanden. Born (12) sagt: »Durch solche und ähnliche Beobachtungen wird

man zu der Annahme gedrängt, dass die Enden gewisser Organe, auch wenn sie bei der Zusammensetzung nicht auf, sondern (nur nicht in zu großer Entfernung) neben einander zu liegen kamen, sich nach der Vereinigung bei weiterem Wachsthum in manchen Fällen suchen und finden. Es liegt nahe, bei diesen merkwürdigen Erscheinungen an eine chemotaktische Anziehung, die die Querschnitte gleichartiger wachsender Organe auf einander ausüben könnten, zu denken.«

Dieser Satz lässt sich im Allgemeinen auch auf meine entsprechenden Versuche anwenden. Die Verwachsung der beiden Rückenmarke findet in der Vereinigung der Ganglienketten unserer Würmer ein Analogon.

c. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 90° (Fig. 3).

Während bei der vorhergehenden Versuchsreihe die Größe des Drehungswinkels nur schwer zu bestimmen war, und daher die Exaktheit der Versuche etwas beeinträchtigt wurde, ist es hier mit ziemlicher Genauigkeit möglich, die beabsichtigte Längsdrehung von 90° auch wirklich zu erzielen. Die Verwachsung der Theilstücke erfolgt fast ebenso leicht, wie bei normaler Stellung der letzteren. Das Abstoßen der Nähte vollzieht sich, wie gewöhnlich, im Verlauf der ersten acht Tage. Die Darmverbindung lässt etwas länger, als gewöhnlich, auf sich warten, wahrscheinlich, weil die verschiedene Lage der beiderseitigen Typhlosolis an der Vereinigungsstelle das Hindurchtreten der Fließpapierballen erschwert. Erst wenn der Druck des in großer Menge im vorderen Darmabschnitt sich ansammelnden Inhalts eine bestimmte Höhe erreicht hat, erfolgt ein Übertreten des letzteren in den Darm des Schwanzstückes (nach ca. 14 Tagen). Ausnahmsweise wurde indessen auch hier eine frühere Darmverbindung beobachtet.

Die Dorsalgefäße treten meist im Laufe der Zeit in sichtbare Verbindung. Bei vielen Versuchsthieren bezeichnete eine Queranastomose von etwas geringerem Durchmesser, als derjenige der normalen Dorsalgefäße, die Verbindung. Die Blutwelle setzte sich durch diese Anastomose deutlich fort. Immerhin sind die Fälle, bei welchen eine mit bloßem Auge oder mit der Lupe deutlich wahrnehmbare Gefäßverbindung zu Stande kommt, nicht so häufig.

Die Lokomotion der Versuchsthiere ist eine verschiedene. In den meisten Fällen machen Kopf- und Schwanzstück koordinirte

Bewegungen, d. h. das letztere schließt sich ersterem in der Bewegung vollkommen an, wie es oben für die normalen Vereinigungen beschrieben wurde. Indessen tritt, bedingt durch die abnorme Stellung der Theilstücke zu einander, eine bestimmte Lageveränderung des einen Stückes auf (Fig. 3): das Schwanzstück kriecht nicht auf der Seite, sondern es dreht sich in der Nähe der Vereinigungsstelle so, dass seine Ventralseite in Berührung mit der Unterlage kommt. Diese eigenthümliche Erscheinung ist aufzufassen als eine Wirkung des Stereotropismus (Loeb [69])[1], dem der Regenwurmkörper in ausgesprochenem Maße unterworfen ist. In anderen Fällen betheiligt sich das Schwanzstück überhaupt nicht aktiv an der Fortbewegung; es lässt sich, auf der Seite liegend, in maximal längskontrahirtem Zustand einfach nachziehen. Eine passive Dehnung in Folge des Längszuges bleibt hier vollkommen aus, wie wir es schon in analogen Fällen bei normal vereinigten Thieren beobachten konnten. Bemerkenswerth ist noch, dass dieser maximal kontrahirte Körper seine stereotropische Reizbarkeit gänzlich verleugnet, indem er in seiner ganzen Länge mit der Seite der Unterlage anliegt. Durch welche Reize dieser Kontraktionszustand hervorgerufen wird, vermag ich nicht zu sagen; vergleichbar ist derselbe mit jenem bewegungs- und reaktionslosen Zustand, in den gewisse Insekten und andere Thiere verfallen, wenn man sie berührt. Die beiden verschiedenen Bewegungsarten kommen nicht nur bei verschiedenen Individuen vor, sondern ein und dasselbe Thier verhält sich bald so, bald so.

Reizungsversuche ergeben, dass eine nervöse Verbindung der Theilstücke meist fehlt, und zwar bei vielen Versuchsthieren nicht nur in der ersten Zeit nach der Operation, sondern auch nach Ablauf einer längeren Zeit.

Ich möchte hier 3 Thiere der Versuche Nr. 164 und Nr. 166 anführen.

Versuch Nr. 164. — 1 Thier — Autoplast. Vereinigung am 6. Juni 1896 bei Allolobophora terrestris. — Am 15. Mai 1897, also nach 11 Monaten 9 Tagen, ist das Thier noch vollkommen frisch und gut vereinigt. Bei Reizversuchen konnte eine Nervenverbindung der Theilstücke nicht sicher nachgewiesen werden. — Die Drehung beträgt genau 90°.

[1] Loeb (69) definirt diesen Begriff folgendermaßen: »Ich bezeichne den Zwang eines Thieres, seinen Körper in bestimmter Weise gegen die Oberfläche fester Körper zu orientiren, als Stereotropismus.«

Versuch Nr. 166. — 2 Thiere — Autoplast. Vereinigung am 6. Juni 1896 bei Allolobophora terrestris. — Am 15. Mai 1897, also nach 11 Monaten 9 Tagen, sind beide Thiere noch am Leben. Reizversuche ergeben das Fehlen einer Nervenverbindung der Theilstücke. — Die Drehung beträgt genau 90°. Auf schwache Reize antwortete nur das jeweilig gereizte Theilstück durch Zuckung, auf starke Reize durch Fluchtbewegungen. Das nicht berührte Stück reagirte überhaupt nicht oder wurde bei starken Bewegungen des gereizten Theiles wohl zu sekundären Bewegungen veranlasst.

Die wichtige Frage nach dem Verhalten der freien Enden der Ganglienketten kann hier nicht näher erörtert werden.

Im Gegensatz zu den vorstehend aufgeführten drei Fällen steht ein Befund, den ich bei einem Thier des Versuches Nr. 229 zu machen Gelegenheit hatte. — Am 8. September 1896 autoplastische Vereinigung bei Lumbricus rubellus. — Am 15. Mai 1897, also nach 8 Monaten 7 Tagen, ist das Thier vollkommen frisch und gut vereinigt. Durch Reizversuche konnte ich eine deutliche Reizübertragung vom einen Theilstück auf das andere feststellen. Auch glaubte ich mit Hilfe der Lupe eine bajonettförmige Verbindung der Nervenketten sehen zu können. Doch möchte ich auf die letztere Beobachtung weniger Werth legen. — Die Drehung beträgt genau 90°.

In Bezug auf die Verwachsung der Ganglienketten bei einer Vereinigung unter einem Drehungswinkel von 90° lässt sich, wie aus den angeführten Fällen hervorgeht, keine allgemeine Regel aufstellen. Es scheint zwar eine Nervenverbindung der beiden Theilstücke möglich zu sein, doch nur in seltenen Fällen wirklich zu Stande zu kommen.

Einer Erscheinung, bei welcher zweifellos die freien Enden der nicht in Verbindung getretenen Nervenketten eine große Rolle spielen, möchte ich an dieser Stelle Erwähnung thun: das ist das Auftreten von Regeneraten an der Vereinigungsstelle, wie ich es bei zwei Thieren (Versuch Nr. 161 und 256) zu beobachten Gelegenheit hatte.

Das betreffende Exemplar des zuerstgenannten Versuches (Nr. 161) zeigte von vorn herein eine minder gute Vereinigung; indessen war trotzdem der Verheilungsprocess in normaler Weise vor sich gegangen. Eine Darmverbindung hatte sich nach 3 Wochen entwickelt; das Verhalten der Dorsalgefäße konnte mit Sicherheit nicht festgestellt werden, doch ist anzunehmen, dass eine Verbindung

derselben nicht bestand. Nach $1^1/_2$ Monaten zeigte sich an der Vereinigungsstelle eine kleine, kaum sichtbare Regenerationsknospe, die rasch bis zu einer Länge von $^3/_4$ cm heranwuchs. Die genauere Untersuchung dieser Neubildung ergab, dass es sich um einen Schwanz handelte, der an der Ventralseite des Kopfstückes hervorgewachsen war. Reizungsversuche ergaben ebenfalls die Zugehörigkeit des Regenerates zum Kopfstück. Was die Bewegungen der Neubildung anbelangt, so konnten dieselben bereits in einem Stadium beobachtet werden, in welchem das Regenerat kaum mit bloßem Auge wahrzunehmen war. Mit dem Wachsthum der Neubildung nahmen die Bewegungen an Intensität zu, und bei genauer Beobachtung war zu sehen, wie die Kontraktionswellen des Kopfstückes sich auf die Neubildung fortsetzten. Letztere vollführte mit dem Kopfstück koordinirte Bewegungen, ein weiterer Beweis für die Zugehörigkeit zu demselben. Wir hatten also nunmehr einen doppelschwänzigen Regenwurm. Während beim ersten Auftreten des Regenerates die Verbindung zwischen Kopfstück und transplantirtem Schwanzstück eine leidlich gute war, erschien dieselbe während des Herauswachsens des neugebildeten Schwanzendes immer weniger vollkommen, indem letzteres die Theilstücke an der Ventralseite aus einander drängte. Zwei Monate nach der Operation fand ich eines Tages das Thier getrennt; der neugebildete Schwanz war mit dem Kopfstück im Zusammenhang geblieben und saß an dessen Ventralseite. Dorsal von dem ersteren befand sich die in Folge der Zerreißung entstandene Wunde, aus welcher ein Pfropf von Chloragogengewebe hervorragte. Ein ähnliches Verhalten zeigte die Wundstelle des Schwanzstückes. Die Zerreißung war mit einer bedeutenden Blutung einhergegangen. Das Kopfstück lebte nach der Zerreißung noch zwei Monate, ohne etwas Neues zu zeigen. Nach Ablauf dieser Zeit wurde es konservirt. Das Schwanzstück stieß bald das vorstehende Chloragogengewebe ab und lebte nach der Zerreißung noch $2^1/_2$ Monate, ohne eine Spur von Regeneration.

Bemerken möchte ich noch, dass nicht eine allmähliche Abstoßung des transplantirten Schwanzes stattgefunden hatte, sondern die Zerreißung war, wie die Blutung und das vorstehende Gewebe beweist, eine gewaltsame. Eine allmähliche Abstoßung von transplantirten Theilen habe ich überhaupt niemals gesehen; wenn eine sekundäre Trennung erfolgte, so betraf sie stets schlecht verwachsene Thiere und war ausnahmslos eine gewaltsame, durch äußere Umstände

(»gegensinnige Fluchtbewegung«, Widerstand des Fließpapiers beim Kriechen) bedingte.

Ein noch weit höheres Interesse beansprucht der zweite Fall (Versuch Nr. 256). Hier handelt es sich um die Neubildung eines Kopfes an der Vereinigungsstelle vom Schwanzstück aus.

Ich entnehme meinem Tagebuch folgende Daten über diesen interessanten Fall:

Am 5. Oktober 1896 autoplastische Vereinigung unter einem Drehungswinkel von 90° bei einem kleinen Exemplar von Lumbricus rubellus. Nach dem Abstoßen der Nähte zeigt sich die Vereinigung tadellos. Darmkommunikation am 19. November 1896.

Am 2. Februar 1897 zeigte sich an der Vereinigungsstelle eine kleine Regenerationsknospe. Dieselbe ragte beim Kriechen des Thieres meist seitlich am Körper hervor und zeigte sich der Ventralseite des Schwanzstückes aufsitzend. An der Bewegung nahm die Knospe ihrer Kleinheit wegen keinen besonderen Antheil. Bezüglich der Lokomotion des ganzen Thieres ist zu bemerken, dass die Kontraktionswellen des Kopfstückes sich nicht auf das Schwanzstück fortsetzten. Das Regenerat wuchs nur sehr langsam, es blieb so klein, dass am lebenden Thier Details nicht festgestellt werden konnten.

Am 10. März 1897 wurde das Thier in vollkommen guter Verfassung konservirt (Alter also 5 Monate 5 Tage). Die Untersuchung des abgetödteten Thieres ergab Folgendes: die Theilstücke sind tadellos verwachsen. Es besteht eine genaue Drehung der Theilstücke um 90°. Genau an der ventralen Medianlinie des Schwanzstückes sind die Theilstücke an einer beschränkten Stelle aus einander gedrängt, um dem kleinen Regenerat den Durchtritt zu gestatten. Das letztere setzt sich ganz genau an der ventralen Medianlinie des Schwanzstückes an und steht zur Längsachse des ganzen Thieres fast genau senkrecht. Bei genauem Zusehen erkennt man deutlich, dass es sich um einen kleinen Kopf handelt, der vier Segmente zählt.

Der allgemeine Habitus des ganzen Thieres ist ein ähnlicher wie bei dem in Fig. 6*a* und *b* dargestellten Thier des Versuchs Nr. 173.

Auf die Erklärung und Bedeutung der Regenerate an der Vereinigungsstelle werde ich im nächsten Abschnitt näher einzugehen haben.

Wir kommen nunmehr zu der wichtigen Frage: Ist die durch die Vereinigung unter Drehung von 90° bewirkte abnorme Stellung der Theilstücke eine dauernde, oder findet im Laufe der Zeit eine Zurückdrehung zur normalen Stellung statt?

A priori war ich geneigt anzunehmen, dass die so vereinigten Theilstücke nicht dauernd in einer derartigen abnormen Stellung zu einander zu verharren im Stande seien, und dass durch innere oder äußere Kräfte des Organismus eine sekundäre Drehung zur normalen Stellung stattfinden müsse. Das Bestreben der einzelnen longitudinalen Organsysteme, insbesondere des Nerven- und Blutgefäßsystems, eine Verbindung ihrer freien, den verschiedenen Theilstücken angehörigen Enden herzustellen, ein Bestreben, welches sich auch in solchen Fällen bethätigt, wo die analogen Organe nicht direkt einander gegenüberstehen, könnte als innere richtende Kraft zu einer Lageberichtigung der Theilstücke beitragen. Weiterhin schien mir in dem beschriebenen eigenthümlichen Verhalten des Schwanzstückes bei der Lokomotion in Folge des Stereotropismus ein Moment gegeben zu sein, welches fast mit Nothwendigkeit eine sekundäre Achsendrehung der Stücke zur normalen Lage bewirken musste. Ich habe sämmtliche Versuchsthiere dieser Reihe im Leben, wie auch im konservirten Zustand, von diesen Gesichtspunkten aus genau untersucht; bei allen Individuen fand ich die bei der Operation ausgeführte Drehung der Theilstücke um 90° vor. Wir können also sagen, dass eine sekundäre Rotation zur normalen Stellung bei Theilstücken, die unter einem Drehungswinkel von 90° vereinigt sind, nicht statthat.

d. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° (Fig. 4).

Interessante Transplantationsformen ergeben uns die Vereinigungen, bei welchen die Stellung der Theilstücke durch eine Längsdrehung von 180° so modificirt ist, dass die Dorsalseite des einen Stückes mit der Ventralseite des andern verbunden erscheint. Born (12a) bezeichnet die Komponenten derartiger Verbindungen, welche er bei seinen Transplantationen an Amphibienlarven zur Ausführung brachte, als »entgegengewendete« oder »abgewendete« Vereinigungen. Diese Bezeichnung erscheint mir nicht sehr glücklich gewählt, da sie nicht geeignet ist, ohne Weiteres eine richtige Vorstellung von dem zu geben, was der Autor meint; richtiger erschien es mir daher, bei allen Versuchen, die nicht eine Vereinigung der

Theilstücke in normaler Stellung (»gleich gewendete Komponenten« Born's) darstellen, die Größe der ausgeführten Drehung in Graden direkt anzugeben. Diese Methode macht auch die immerhin etwas schwierige Nomenklatur für derartige Vereinigungen überflüssig.

Die Technik dieser Versuche ist genau dieselbe, wie sie bei normalen Vereinigungen zur Anwendung kam. Die gewünschte Längsdrehung der Theilstücke gegen einander lässt sich bei den durch die Körperwand durchschimmernden Gefäßen und der Nervenkette mit ziemlicher Genauigkeit durchführen, so dass das dorsale Blutgefäß des einen Gliedes genau den ventralen Gefäßen und dem Bauchstrang gegenüber zu liegen kommt. Unbeabsichtigte Abweichungen laufen bei der Operation allerdings auch oft unter. Die Verwachsung erfolgt trotz der denkbar abnormsten Lage der Theilstücke zu einander ziemlich leicht. Wie bei normaler Vereinigung, so stoßen sich auch hier in den meisten Fällen die Nähte in den ersten acht Tagen von selbst ab. Die Darmverbindung stellt sich in vollkommenster Weise, wie bei den Versuchen der vorigen Reihe, innerhalb der ersten 14 Tage her. Wie schon oben erwähnt, scheint die Wegsamkeit der Vereinigungsstelle durch die verschiedene Stellung der Typhlosolis etwas behindert zu sein.

Die Lokomotion vollzieht sich, wie bei den Transplantationen der vorigen Reihe, auf eine doppelte Art und Weise: 1) Kopf- und Schwanzstück machen koordinirte Bewegungen, wobei das Schwanzstück sich in Folge seiner stereotropischen Reizbarkeit nahe der Vereinigungsstelle so dreht, dass seine Ventralseite in möglichster Ausdehnung mit der Unterlage in Berührung kommt (Fig. 4). Meist wird auch das Kopfstück durch das genannte Bestreben des Schwanzstückes in seinem hinteren Theil in der Lage etwas verändert. Das so kriechende Thier gewährt einen sonderbaren Anblick. — 2) Das Schwanzstück betheiligt sich in keiner Weise an der Fortbewegung, es wird bei maximaler Kontraktion seiner Längsmuskulatur auf dem Rücken liegend nachgezogen. Die letztgenannte Art der Bewegung überwiegt bei dieser Versuchsreihe entschieden; fast konstant findet man sie bei der Rückwärtsbewegung der Thiere. Häufig genug kommt es vor, dass bei ein und demselben Thier plötzlich die Art und Weise der Bewegung wechselt. Schwache Reize bewirken Zuckung, stärkere Fluchtbewegungen des gereizten Theilstückes.

In wenigen Monaten tritt die Vereinigungsstelle nur noch durch die Farbendifferenz zwischen Dorsal- und Ventralseite hervor. Das

beschriebene physiologische Verhalten findet sich auch in eben derselben Weise bei älteren Thieren. Ich habe ein Versuchsthier bis zu einer Zeitdauer von fast 14 Monaten gehalten (Versuch Nr. 131), ohne dass eine Änderung in der Bewegung und Reizbarkeit eingetreten wäre, ebenso wenig wurde gesehen, dass eine Gefäßverbindung beider Theilstücke zu Stande kam. Die histologische Untersuchung wird indessen für viele Versuche zeigen, dass eine Anzahl kleiner Kollateralbahnen zwischen den entsprechenden Gefäßen der Theilstücke die Cirkulation vermitteln.

Versuch Nr. 131 (Fig. 4). — 1 Thier. — Autoplast. Vereinigung mit Exstirpation des Clitellums bei Allol. terrestris am 23. März 1896. — Am 15. Mai 1897 fand ich das Thier in guter Verfassung vor. — Alter der Vereinigung also 13 Monate 22 Tage. Die Drehung beträgt genau 180°.

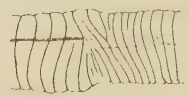
Ein anderes Versuchsthier hielt ich bis zu 10 Monaten; eine weitere Ausdehnung der Beobachtungszeit war im Allgemeinen nicht angängig, da im Interesse der histologischen Untersuchung die Abtödtung erfolgen musste. Nach meinen Erfahrungen hätte indessen einer Ausdehnung der Beobachtung auf eine bedeutend längere Zeit nichts im Wege gestanden, da ja die Ernährung in normaler Weise von statten ging, und eine allmähliche sekundäre Trennung, an die man vielleicht denken könnte, bei gut verwachsenen Thieren, gleichgültig welcher Art die Vereinigung war, noch niemals vorgekommen ist. Eine größere Anzahl von Versuchsthieren wurde in entsprechenden Altersstadien von 6, $4^1/_2$, 4, $3^1/_2$, 3 etc. Monaten beobachtet und konservirt. Für alle diese Thiere gilt dasselbe, was von dem 14 Monate alten Individuum gesagt wurde.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass auch bei Vereinigungen unter Drehung der Theilstücke gegen einander um 180° die Verwachsung eine dauernde ist; weiterhin, dass der Darm beider Theilstücke stets in funktionsfähige Verbindung tritt; dass endlich die nervöse Einheit des Individuums niemals hergestellt wird.

Um die wichtige Frage nach einer sekundären Rotation der Theilstücke zur normalen Stellung zur Entscheidung zu bringen, untersuchte ich die sämmtlichen gut vereinigten Versuchsthiere auf das Genaueste. Im Ganzen wurden 24 lebende und konservirte Exemplare in den verschiedensten Altersstadien geprüft. Es ergab sich dabei, dass von diesen 24 Exemplaren alle Thiere, mit Ausnahme von 6, eine genaue Vereinigung unter einem Drehungswinkel

von 180° zeigten. Betrachten wir diese 6 Objekte näher, so konstatiren wir zunächst, dass dieselben den verschiedensten Altersstadien angehören, ferner dass die Abweichungen von dem vorausgesetzten Drehungswinkel sämmtlich sehr klein sind; bei den größten Abweichungen steht der dorsalen Medianlinie des Kopfstückes nicht die ventrale Medianlinie des Schwanzstückes, sondern dessen rechte oder linke Reihe der Ventralborsten gegenüber. Außer bei zwei Objekten (Versuch 172 finden sich an der Operationsstelle oder deren benachbarten Segmenten keine Andeutungen Zerrungslinien, schief verlaufende Segmentgrenzen, die dafür sprechen, dass eine sekundäre Rotation stattgefunden hätte. Was die beiden erwähnten Versuchsthiere Nr. 172 (Alter 100 Tage) anbelangt, so finden wir bei beiden die oben angegebene größte Abweichung; bei dem einen zieht eine schwache, kaum sichtbare strangförmige Erhabenheit schräg von der Dorsallinie des Schwanzstückes zur Ventrallinie des Kopfstückes. Bei dem anderen Thier finden wir das in der beistehenden Skizze (Figur II veranschaulichte Verhalten der Segmente. Man sieht, dass die Richtung der schräg verlaufenden Segmentgrenzen der Richtung der Rotation des Schwanzstückes nach links entspricht.

Fig. II.



Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° (Versuch Nr. 172). Ansicht der Verwachsungsstelle. *v.* Kopfstück von der Dorsalseite; *h.* Schwanzstück von der Ventralseite. Vergr. ca. 10.

Bei dem vereinzelten Vorkommen der Abweichungen von der vorausgesetzten Drehung, bei ihrer Kleinheit und dem Fehlen von entsprechenden Abnormitäten bei der überwiegend großen Mehrzahl der Thiere, müssen wir annehmen, dass im Allgemeinen eine sekundäre Rotation der Theilstücke nicht stattfindet; wahrscheinlich sind die erwähnten sechs Abweichungen (vielleicht mit Ausnahme der beiden Thiere Nr. 172) zurückzuführen auf ungenaue Vereinigung bei der Operation. Dieses Ergebnis stimmt mit den entsprechenden Befunden der vorigen Versuchsreihe vollkommen überein.

Das bereits oben (pag. 40) erwähnte Bestreben der nicht vereinigten Nervenketten, die ihnen fehlenden Theile zu ersetzen, führte auch bei zwei Versuchen dieser Reihe zu Regenerationen, und zwar wurde in einem Falle ein Schwanz, in dem andern ein Kopf neugebildet. Betrachten wir diese bemerkenswerthen Erscheinungen etwas näher, und zwar zunächst die Schwanzregeneration, wie ich sie bei einem Thier des Versuches Nr. 150 beobachten konnte (Fig. 5*a* und *b*).

Nach dem Abstoßen sämmtlicher Nähte innerhalb der ersten 7 Tage nach der Operation stellte es sich heraus, dass die Verbindung der Theilstücke eine unvollkommene war: das Kopfstück zeigte sich nahe der Vereinigungsstelle verdünnt und stand mit der Wundfläche des Schwanzstückes nur in einseitiger Verbindung; immerhin war dieselbe aber doch ausreichend, um eine gänzliche Trennung zu verhindern. Am 49. Tage nach der Operation konnte man an der Vereinigungsstelle, und zwar vom Kopfstück ausgehend, eine kleine Regenerationsknospe bemerken. Nach Ablauf von 3 Monaten hatte das Regenerat bereits eine Länge von annähernd 1 cm erreicht und bestand aus 28 Segmenten (Fig. 5 *b*). Die nähere Besichtigung ergab, dass wir es hier mit der Neubildung eines Schwanzes zu thun hatten. Derselbe bildete die unmittelbare Fortsetzung der Ventralseite des Kopfstückes, während das letztere mit dem dorsalen Theil seiner ehemaligen Wundfläche in die ventrale Partie des transplantirten Schwanzstückes überging. Das neugebildete Schwanzstück zeigte, trotz seiner Kleinheit, bereits eine Koordination seiner Bewegungen mit denen des Kopfstückes. Reizungsversuche ergaben eine nervöse Verbindung zwischen Kopfstück und neugebildetem Schwanzstück. Trotzdem das letztere ein bedeutendes Wachsthum zeigte, trat doch keine Trennung der transplantirten Theilstücke ein. Nach Ablauf von 4 Monaten wurde das Thier zum Zwecke der histologischen Untersuchung abgetödtet.

Die Neubildung eines Kopfes an der Vereinigungsstelle wurde bei einem Thier des Versuches Nr. 173 beobachtet (Fig. 6 *a* und *b*). Es handelte sich dabei nicht um eine derartig schlechte Vereinigung der Wundflächen, dass ein Theil derselben frei lag, wie es im vorstehenden Falle beschrieben wurde, sondern die Verbindung der Wundflächen war eine vollkommene, nur hatte sich zwischen Dorsalseite des Kopfstückes und der Ventralseite des Schwanzstückes ein reichliches »Narbengewebe« ausgebildet, welches die Theilstücke wie ein Keil aus einander drängte (Fig. 6 *b*). Aus diesem Narbengewebe entwickelte sich eine kleine Knospe, die bald größer wurde und bei genauerer Untersuchung und Beobachtung sich als die Anlage eines neuen Kopfes herausstellte, dessen Ventralseite in die entsprechende Partie des Schwanzstückes direkt überging. Das Wachsthum der Neubildung geschah in der Richtung nach vorn und oben. Das erste Auftreten des Regenerates wurde 35 Tage nach der Operation beobachtet. Nach Ablauf von 2 Monaten hatte die Neubildung die Größe von $^1/_2$ cm erreicht und zählte sieben bis

acht Segmente (Fig. 67). Die letzteren wiesen mehrfache Anomalien auf, und zwar bestanden dieselben in einem »compound metamere« (Morgan [76]) und einer Spirale mit zwei Windungen. Eine Trennung der transplantirten Theilstücke fand hier ebenfalls nicht statt. Nach 3 Monaten wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei tadelloser Vereinigung konservirt. Bemerkenswerth für die Regeneration des Vorderendes überhaupt ist dieser Fall noch desshalb, weil hier ein deutliches Kopfregenerat nach Verlust der vorderen Körperpartie bis zur Hälfte des ganzen Thieres, also von weit mehr als 15 Segmenten, aufgetreten ist. Hescheler (53) giebt dagegen an, dass in solchen Fällen keine deutlichen Kopfregenerate mehr vorkommen.

Vergleichen wir die beiden interessanten Objekte nunmehr mit den im vorigen Abschnitt beschriebenen Fällen von Schwanz- und Kopfregeneration (cf. pag. 40 bis 42) und machen wir uns die Art und Weise der Entstehung derartiger Regenerationen klar.

Auffällig ist zunächst, dass die Regenerationen an der Vereinigungsstelle ausschließlich bei solchen Transplantationen vorkommen, bei welchen die freien Enden der Nervenketten in Folge zu großer Entfernung von einander verhindert sind, in Verbindung mit einander zu treten: das sind die meisten Transplantationen mit einer Längsdrehung der Theilstücke um 90° und alle mit einer Drehung um 180°. — Dagegen wurde das Auftreten von Regeneraten an der Vereinigungsstelle normaler Transplantationen und bei kleiner Drehung, wobei die Ganglienketten sich verbinden können, noch niemals beobachtet. — Diese Thatsache in Verbindung mit dem Umstand, dass die Regenerate stets an der Ventralseite des betr. Theilstückes, aus welchem sie hervorgehen, ihren Ursprung nehmen, und ferner, dass der Bauchstrang des letzteren sich kontinuirlich in das Regenerat fortsetzt, macht es in hohem Grade wahrscheinlich, dass dem Nervensystem eine gewisse Bedeutung bei der Entstehung derartiger Regenerate zukommt, und zwar nicht nur dem aboralen, sondern auch dem oralen Nervenstumpf.

Schon a priori sind wir zu der Annahme berechtigt, dass die Nervenketten, nachdem ihre Vereinigung nicht erfolgen kann, bestrebt sein werden, die ihnen fehlenden Theile des Systems zu ersetzen, d. h. mit anderen Worten, die Regeneration eines Schwanzes resp. Kopfes anzuregen. Die Wachsthumsrichtung eines solchen Regenerates muss, da sie nicht in der Körperlängsachse liegen kann, eine seitliche sein. In den meisten Fällen wird eine solche

Regeneration nach erfolgter Verwachsung der Körperwände wohl unterdrückt werden, dass sie aber unter Umständen eintreten kann, besonders dann, wenn die Vereinigung unvollkommen ist, oder eine größere Partie des jungen Narbengewebes frei liegt, zeigen die beschriebenen Fälle.

Aus den vorstehenden Ausführungen können wir den Schluss ziehen, dass dem Nervensystem für die Regeneration eine gewisse Bedeutung beizumessen ist; ja wir können noch einen Schritt weiter gehen und das Nervensystem als einen der wichtigsten Faktoren, welche die Regeneration bestimmen, ansehen! Diese Annahme wird noch weiter unterstützt durch die Art und Weise der Regeneration von Köpfen bei der Vereinigung zweier Schwanzstücke und ferner der Regeneration des Kopfendes bei gewissen Transplantationen von Stücken des Hautmuskelschlauches. Auch bei der Entstehung eines Theiles der Doppelbildungen, wie sie in der freien Natur vorkommen, und welchen die vier beschriebenen Fälle von künstlicher Doppelbildung zu vergleichen sind, spielt die Ganglienkette eine große Rolle. Ich muss bezüglich dieser letzteren Bemerkungen auf die ausführlichen Darstellungen in den betr. Kapiteln verweisen.

e. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verkürzten« Thier.

Bei allen bisherigen Versuchen waren die beiden Theilstücke bezüglich ihrer Länge stets so gewählt worden, dass das neugebildete Individuum in seinen Organen und der Anzahl seiner Segmente wieder einem normalen Wurm entsprach. Wurde z. B., wie es meist geschah, um die Autotomie zu vermeiden, die Vereinigungsstelle in die vordere Körperhälfte verlegt, so nahm ich ein Kopfstück, welches das vordere Körperdrittel, ein Schwanzstück, das die beiden hinteren Körperdrittel umfasste.

Die Versuche dieses Abschnittes zeichnen sich dagegen dadurch aus, dass die beiden Theilstücke sich nicht zu einem vollständigen Wurmkörper ergänzen, sondern dem neugebildeten Individuum fehlt eine mehr oder weniger große Partie des mittleren Körpers, und damit ist in allen Fällen zugleich der Verlust bestimmter Organe verbunden. Es fragt sich nun: 1) werden diese fehlenden Organe wieder ersetzt? und 2) wenn es geschieht, von welchem der präexistirenden Gewebselemente geht die Neubildung aus? Diese Frage ist für die Organbildung, für die Entwicklungsgeschichte überhaupt von so

großer Bedeutung, dass es sich wohl lohnte, das Hauptgewicht gerade auf diese Versuche zu legen.

Diese Transplantationen lassen sich je nach der Art der fehlenden Organe in drei Gruppen eintheilen.

α. Thiere ohne Geschlechtsorgane.

Die Genitalorgane des Regenwurmes liegen bekanntlich in den Segmenten 9—15. Durch Abzählen der Metameren ist es möglich, ziemlich genau die richtigen Operationsstellen zu treffen. Die Vereinigung geschah in der üblichen Weise durch vier Seidenligaturen.

Dem Gelingen der Versuche stellte sich indessen eine bedeutende Schwierigkeit in den Weg. Dieselbe bestand in der geringen Lebensfähigkeit der abgeschnittenen ersten acht Segmente, welche bei fast allen Thieren meist nach 2—6 Tagen trotz guter Vereinigung der Theilstücke vollkommen abstarben, so dass eine dauernde Vereinigung der Versuchsthiere fast unmöglich erschien.

Diese Misserfolge veranlassten mich, solche Theilstücke auf ihre Lebensfähigkeit im freien Zustand näher zu untersuchen. Zu dem Zwecke schnitt ich einer größeren Anzahl von Würmern (Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris), ohne sie vorher betäubt zu haben, die ersten acht Segmente ab und hielt letztere wie gewöhnlich in Gläsern mit feuchtem Fließpapier. Es ergab sich, dass nach Verlauf von 2—4 Tagen sämmtliche Stücke von Lumbricus rubellus und ein Theil der Stücke von Allolobophora terrestris abgestorben waren. Nur einige Stücke der letztgenannten Art blieben längere Zeit am Leben (und zwar waren es solche, die von jüngeren Thieren stammten), ohne indessen zu regeneriren. Das gleiche Verhalten zeigten auch exstirpirte freie Geschlechtszonen (Segment 9—15). Aus diesem Versuch ließ sich der Schluss ziehen, dass die die ersten acht Segmente umfassenden Theilstücke von Lumbricus rubellus überhaupt nicht lebensfähig sind, diejenigen von jüngeren Exemplaren der Allolobophora terrestris können dagegen unter günstigen Bedingungen oft eine Zeit lang am Leben erhalten werden.

Über die geringe Lebensfähigkeit der abgeschnittenen vorderen Segmente liegen mehrfache Beobachtungen vor. Schon Bonnet (15) giebt an, dass die ersten und letzten Segmente des Wurmes nicht lebensfähig seien; die Ursache sucht er, wohl ganz mit Recht, in dem Verhalten des Rückengefäßes. Bülow (17 bestätigt diese Angabe für Lumbriculus. Bei den Lumbriciden konnte Heschieler (53) feststellen, dass Stücke, die aus den 15 ersten Segmenten bestanden,

meist innerhalb der ersten Woche starben, ohne ein Zeichen von Regeneration.

Man müsste also streng genommen die Versuche dieser Reihe der zweiten Hauptgruppe: »Transplantationen von Theilstücken ohne selbständige Existenzfähigkeit« unterordnen. Aus äußeren Gründen habe ich indess die Versuche an dieser Stelle behandelt.

Zu den Transplantationsversuchen dieser Reihe verwandte ich für die Folge nur noch nicht geschlechtsreife Individuen von Allolobophora terrestris, und zwar wurden die Kopfstücke vor der Operation nicht betäubt, da diese Manipulation mir nicht günstig zu sein schien.

Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln und trotz sorgfältigster Ausführung der Operation misslangen doch fast alle Versuche. Von 45 operirten Thieren erhielt ich nach vielen Bemühungen endlich 4 gute und lebensfähige Vereinigungen in normaler Stellung. Es sind dies:

Versuch Nr. 190. — 1 Thier mit schwach entwickeltem Clitellum. — Operirt am 7. Juli 1896. — Am 15. Mai 1897 ist das Thier noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 10 Monate 8 Tage.

Versuch Nr. 204. — 2 Thiere ohne Clitellum. — Operirt am 12. August 1896. — Am 15. Mai 1897 ist bei beiden die Vereinigung noch gut und das eine Thier auch noch vollkommen lebensfrisch. Das andere zeigte sich etwas matt; es wurde in Folge dessen konservirt. — Alter der Vereinigung also 9 Monate 3 Tage.

Versuch Nr. 205. — 1 Thier ohne Clitellum. — Operirt am 12. August 1896. — Am 16. März 1897 ist das Thier todt, nachdem es am 18. Februar 1897 noch vollkommen frisch war. — Alter der Vereinigung also 7 Monate 6 Tage.

Was die Bewegung der Versuchsthiere unmittelbar nach der Operation anbetrifft, so geht der Anstoß dazu stets aus vom Schwanzstück. Das Kopfstück verhält sich bei der Lokomotion ziemlich ruhig oder macht schwache autonome Bewegungen. Stets wird das letztere vom Schwanzstück einfach fortgeschoben und nicht selten mit solcher Heftigkeit gegen die Glaswand des Gefäßes gedrückt, dass sein Körper vollkommen eingeknickt erscheint.

Nach 20—30 Tagen, bei dem einen Thier etwas früher, bei dem andern etwas später, änderte sich dieses Verhalten derart, dass nunmehr auch das Kopfstück sich an der Bewegung betheiligte, indessen war seine Aktion doch noch so schwach, dass es theilweise, wie früher, vom Schwanzstück fortgeschoben wurde. Die Kontraktions-

wellen des Kopfstückes setzten sich auf das Schwanzstück fort. Erfolgte eine Rückwärtsbewegung des Thieres, so ließ sich das Kopfstück stets in maximal kontrahirtem Zustand, und ohne sich zu bewegen, nachziehen. Reizungsversuche ergaben deutliche Zuckung der äußersten Schwanzspitze bei Berührung des Kopfstückes. Es war also bei sämmtlichen Versuchsthieren in der Zeit vom 20. bis 30. Tage nach der Operation eine nervöse Verbindung der Theilstücke eingetreten.

Über die Darmvereinigung vermag ich nichts Näheres anzugeben, da die Thiere bislang noch keine Nahrung zu sich genommen haben. Der Darm ist bei allen vollkommen leer. Eine Gefäßkommunikation scheint eingetreten zu sein, jedoch lässt sich Genaueres bei der starken Pigmentirung der Dorsalseite nicht feststellen.

In Betreff des Hauptpunktes: Neubildung der Geschlechtsorgane, ist der Befund selbst nach 9 resp. 10 Monaten ein vollkommen negativer. Äußerlich lässt sich bei keinem Thier eine Spur der Geschlechtsöffnungen oder sonstigen Geschlechtsmerkmale auffinden. Für besonders bedeutungsvoll halte ich das Aussehen des Clitellums. Die Ausbildung desselben muss bei seiner Funktion als Begattungsorgan mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane unbedingt gleichen Schritt halten. Wie oben angegeben, besaß nur das eine Thier des Versuchs Nr. 190 ein in der Ausbildung begriffenes Clitellum; das letztere verschwand im Verlaufe von 2 Monaten fast vollständig, nur an der Ventralseite treten jetzt noch die Tuberculа pubertatis als kaum sichtbare, heller gefärbte, schwach erhabene Stellen hervor. Eine Wiederausbildung des Clitellums hat bis jetzt noch in keiner Weise stattgefunden. Bei den übrigen 3 Thieren der Versuche Nr. 204 und 205 ist bis jetzt ebenfalls noch nicht die Spur eines Clitellums sichtbar. Wir können so mit ziemlicher Gewissheit den Schluss ziehen, dass eine Regeneration der Geschlechtsorgane nach Verlauf von 10 Monaten nicht erfolgt.

Innerhalb welcher Zeit eine solche Regeneration statt hat, oder ob sie überhaupt erfolgt, lässt sich vorläufig mit unbedingter Sicherheit nicht bestimmen. Die vielfachen Erfahrungen, die ich über das Verhalten der Theilstücke nach ihrer Verwachsung zu machen Gelegenheit hatte, und die in den vorhergehenden Versuchsreihen zum Theil niedergelegt sind, sprechen dagegen, dass eine Neubildung der Geschlechtsorgane auch nach längerer Zeit stattfindet. Jedes Theilstück behält in der Verbindung, sei es eine homo-, sei es eine heteroplastische, seine Eigenthümlichkeiten bei; sogar bei Verbindungen

unter verschiedenen Individuen derselben Art ändert sich nichts z. B. an den individuellen Färbungsdifferenzen. Ebenso spricht Alles dagegen und ist auch noch niemals beobachtet worden, dass eine Änderung im äußeren oder inneren Bau der Theilstücke sich vollzieht. Jeder Komponent einer durch Transplantation hergestellten Verbindung bleibt auch in seiner Organisation unverändert, er bleibt in dieser Beziehung ein selbständiges Individuum, so, wie es durch die Zertheilung des intakten Wurmes geschaffen wurde.

Die Neubildung der Genitalorgane bei einfacher Regeneration des Vorderendes ist, so viel auch schon über die Regeneration im Allgemeinen gearbeitet wurde, noch vollkommen unbekannt; positive Thatsachen fehlen noch gänzlich. Die einzige Notiz, die mir über diese Frage bekannt geworden ist, findet sich bei Hescheler (53). Dieser Autor glaubt auf Grund seiner Regenerationsversuche an Vorderenden annehmen zu können, dass eine Neubildung der Geschlechtsorgane nicht stattfindet. Beim Durchsehen der Präparate wurde es sofort klar, »dass diese regenerirten Segmente stets den vordersten entsprechen, d. h. wenn auf 15 abgeschnittene vier regenerirt werden, so sind dies die vier ersten eines intakten Wurmes. Daraus folgt der wichtige Schluss, dass die Geschlechtsorgane nicht wieder ersetzt werden können, wenn das eben Festgestellte als Regel gilt, denn diese liegen in der Region vom 9.—15. Segmente.« »Ich halte den Einwand, dass nachträglich noch mehr Segmente gebildet und die Würmer noch geschlechtsreif werden können, für eine Reihe von Fällen als sicher ausgeschlossen.«

Auf diese Annahme Hescheler's hier näher einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht; jedenfalls aber scheint mir aus den Worten des Autors hervorzugehen, dass eine Neubildung von Geschlechtsorganen nur dann erfolgen kann, wenn die Geschlechtssegmente als solche regenerirt werden, dass aber niemals, wenn dies nicht geschieht, die Geschlechtsorgane in den betr. alten Segmenten neu entstehen. Ist diese Ansicht Hescheler's richtig, so müssen wir nothgedrungen dasselbe für unsere Transplantationsindividuen, die der Geschlechtsorgane entbehren, annehmen, denn nach der Verwachsung der inneren Organe, die, wie wir gesehen haben, sehr bald erfolgt, gleicht das durch Exstirpation der betr. Segmente geschlechtslos gemachte Individuum genau jenen geschlechtslosen Würmern mit Kopfregenerat.

Mit den oben gemachten Erörterungen steht die Annahme Hescheler's vollkommen in Einklang.

β. Thiere ohne Clitellum.

Das Clitellum schien mir für die Frage nach der Neubildung von Organen außerordentlich günstige Verhältnisse darzubieten; denn abgesehen von seiner für die Kontrolle ausgezeichneten Lage an der Körperoberfläche ist man zu der Annahme berechtigt, dass das Clitellum kein selbständiges Organ ist, sondern in seiner Zugehörigkeit zum Begattungsapparat in einer vollkommenen physiologischen Abhängigkeit von den Genitalorganen steht, und zwar derart, dass mit der Entwicklung derselben das Auftreten des Clitellums Hand in Hand geht, und ferner, dass die Exstirpation der Genitalorgane eine Rückbildung des Gürtels im Gefolge hat. Man muss so nothgedrungen die Funktion der Genitalorgane als bestimmenden Faktor für das Auftreten und Verschwinden des Clitellums ansprechen. Exstirpirt man nun dasselbe bei einem Thier mit gut entwickelten Geschlechtsorganen, so sollte man annehmen, dass durch den Einfluss der letzteren eine baldige Neubildung des Gürtels sich vollziehen müsse. Diese Voraussetzung erfüllte sich bei den angestellten Versuchen jedoch in keinem Falle.

Im Gegensatz zu den Transplantationen mit Exstirpation der Geschlechtsorgane ist hier die Schwierigkeit, eine lebensfähige Vereinigung zu erzielen, nicht groß. Die Lage des Clitellums gestattet es, das Kopfstück so groß zu wählen, dass dasselbe in allen Fällen eine vollkommen selbständige Existenzfähigkeit besitzt[1]. Die Transplantationen gelingen daher ebenso leicht, wie gewöhnliche normale Vereinigungen. Als Versuchsobjekt diente ausschließlich Allolobophora terrestris, deren geschlechtsreife Individuen sich durch ein gut entwickeltes Clitellum auszeichnen. Die Verbindungen waren fast sämmtlich autoplastisch.

Wie bei normalen Vereinigungen, so verbinden sich auch hier innerhalb der für jene angegebenen Zeit die longitudinalen Organe. Auch bezüglich des physiologischen Verhaltens der operirten Thiere verweise ich auf die entsprechende Darstellung bei der normalen Transplantation.

Von den Versuchsthieren möchte ich nur drei besonders anführen:

Versuch Nr. 122. — 2 Thiere. — Operirt am 6. März 1896.

[1] Die freien Clitellarsegmente gehen dagegen in fast allen Fällen in wenigen Tagen zu Grunde. Auch hier ist die Lebensfähigkeit bei Allolobophora terrestris größer als bei Lumbricus rubellus.

— Am 15. Mai 1897 waren beide noch gut vereinigt und lebensfrisch. — Alter der Vereinigung also 14 Monate 9 Tage.

Versuch Nr. 131 (Fig. 4). — 1 Thier. — Operirt am 23. März 1896. — Autoplastische Vereinigung unter Drehung von 180°. Am 15. Mai 1897 erschien das Thier gut vereinigt und vollkommen lebensfrisch. — Alter der Vereinigung also 13 Monate 22 Tage.

Außerdem besitze ich noch einige jüngere Stadien.

Bei sämmtlichen Versuchsthieren, die zur Zeit noch alle leben, ist bis jetzt noch keine Spur eines Clitellums wahrzunehmen, während die Geschlechtsorgane sich, wie bei der Operation, auf der Höhe ihrer Entwickelung befinden.

Dieser Befund ist um so bedeutungsvoller, als die Genitalorgane gut ausgebildet erscheinen, und eine Beeinflussung der Entwickelung des Clitellums seitens der ersteren, wie wir gesehen haben, außer allem Zweifel steht.

Ziehen wir außerdem noch in Betracht, dass sämmtliche Organsysteme der beiden Theilstücke bald nach der Operation sich verbunden haben, mit Ausnahme des einen Thieres Nr. 131, so muss sich uns die Überzeugung aufdrängen, dass, wenn eine Neubildung des Clitellums überhaupt erfolgt, dieselbe nach Ablauf eines Zeitraumes von 14 Monaten bei der exponirten Lage des Organs zum mindesten in ihrem Anfang nachweisbar sein müsse.

Wir kommen also zu dem Schluss, dass eine Neubildung des exstirpirten Clitellums überhaupt nicht erfolgt. Um jeden Zweifel zu zerstreuen, werden die Versuchsthiere indessen noch weiter beobachtet werden.

Dieses Ergebnis steht vollkommen in Einklang mit den Auseinandersetzungen, welche ich im vorigen Abschnitt (pag. 53) gegeben habe und ist durchaus geeignet den dort aufgestellten Satz von der Unveränderlichkeit der äußeren Merkmale und der Organisation jedes Theilstückes vollständig zu bestätigen.

γ. »Bedeutend verkürzte Thiere« (ohne Geschlechtsorgane und Clitellum). (Fig. 7.)

Während die Exstirpation der Geschlechtsorgane resp. des Clitellums immer nur den Verlust einer wenige Segmente umfassenden Körperpartie bedeutete, und somit die Verkürzung des Gesammtkörpers des neuen Individuums nicht in besonderem Maße in die Augen fiel, so handelt es sich hier um Individuen, die durch Vereinigung nur der äußersten Körperenden dargestellt wurden, und

die die Bezeichnung »verkürzte Thiere« in besonderer Weise verdienen.

Da bei den darzustellenden »bedeutend verkürzten Thieren« die Geschlechtslosigkeit vorgesehen war, also das Kopfstück nur die ersten acht Segmente umfassen durfte, so stieß eine dauernde Vereinigung hier auf dieselben Schwierigkeiten, wie bei den einfachen Geschlechtsversuchen.

Die Zahl der Segmente des Schwanzstückes wurde verschieden groß gewählt; auf weniger als 15—10 Segmente durfte indessen das zu transplantirende Schwanzstück nicht reducirt werden, da bei dieser Anzahl die Grenze der Lebensfähigkeit der äußersten Schwanzsegmente zu liegen scheint.

Eine existenzfähige Vereinigung eines die acht ersten Segmente umfassenden Kopfstückes mit einem Schwanzstück von weniger als zehn Segmenten kann ich nach meinen Erfahrungen als direkt unmöglich bezeichnen; wie es auch ja schon an und für sich höchst unwahrscheinlich erscheint, aus zwei nicht oder in beschränktem Maße lebensfähigen Komponenten eine lebensfähige Verbindung herzustellen.

Bei zwei Thieren des Versuches Nr. 286 (Fig. 7) gelang es, eine dauernde Vereinigung zu erzielen. — Am 5. November 1896 wurde die Operation vorgenommen; das Kopfstück umfasst bei beiden die ersten acht, das Schwanzstück die letzten 36 bezw. 42 Segmente. Die Lokomotion der Versuchsthiere unmittelbar nach der Operation war sehr erschwert. Meist lagen dieselben ruhig in ihrem Behältnis, erst wenn besondere Reize auf sie einwirkten, wurde ein Versuch zur Fortbewegung gemacht. Der Anstoß zu einer Bewegung ging auch hier stets vom Schwanzstück aus, während das Kopfstück sich völlig passiv verhielt; da indessen das erstere bei seiner Kleinheit nicht die Kraft besaß, das indifferente Kopfstück ohne Weiteres vor sich her zu schieben, so musste der Bewegungsversuch bald wieder aufgegeben werden. Reizungsversuche ergaben eine Zuckung nur des gereizten Theilstückes.

Am 18. bezw. 20. November konnte ich eine Änderung dieses Zustandes, und zwar derart konstatiren, dass nunmehr auch das Kopfstück sich an der Bewegung betheiligte. Seine Kontraktionswellen setzten sich auf das Schwanzstück fort: die Bewegung war eine einheitliche. Reizungsversuche ergaben deutliche Zuckung des Schwanzstückes bei Berührung des Kopfes. Wir können also annehmen, dass eine Verbindung der Ganglienketten am 13. resp.

15. Tage nach der Operation eingetreten ist. Der ganze Darmkanal ist andauernd leer, ein Beweis dafür, dass eine Nahrungsaufnahme noch nicht erfolgen kann. Die Nähte sind sämmtlich gelöst.

Am 14. April 1897 ergiebt sich derselbe Befund; die Thiere sind also nach Ablauf von 5 Monaten 9 Tagen noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt.

Am 25. April 1897 fand ich beide Thiere todt vor. Aus der angegebenen Zeit geht hervor, dass es sich hier um eine dauernde Vereinigung der kleinen Theilstücke handelte. Die Thiere wurden, da sie sich weder in die Erde einzubohren noch Nahrung aufzunehmen vermochten, während der ganzen Beobachtungszeit in feuchtem Fließpapier gehalten. Dass dabei in absehbarer Zeit der Versuch ein Ende nehmen müsse, ist wohl klar; wundern muss man sich nur darüber, dass diese stark verstümmelten Thiere so lange gelebt haben. Für den Fall, dass es gelungen wäre, die Thiere zu ernähren, ist nicht anzunehmen, dass diese verkürzten Thiere diesen Zustand für die Dauer beibehalten haben würden. Nach meinen Erfahrungen würde in Folge des Bestrebens des Körpers, die volle Segmentzahl nach Möglichkeit wieder herzustellen, die normale Länge durch Zuwachs am Schwanzende später wieder erreicht worden sein.

f. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verlängerten« Thier.

Während die im vorigen Abschnitt beschriebenen Versuchsthiere charakterisirt waren durch den Mangel einer mehr oder weniger großen mittleren Körperpartie, so zeichnen sich die Versuche dieses Abschnittes dadurch aus, dass das neue durch die Transplantation gewonnene Individuum eine bestimmte Körperregion und damit die in dieser liegenden Organe, z. B. die Geschlechtsorgane, in der Zweizahl besitzt. Der Gesammtkörper des neuen Thieres erscheint in Folge dessen verlängert.

Wie im vorigen Abschnitt, so war auch hier mein Hauptaugenmerk auf das Verhalten der Geschlechtsorgane gerichtet. Hatten wir es dort mit geschlechtslosen Individuen zu thun, so mussten hier durch die Transplantation solche mit doppeltem Genitalapparat und eventuell doppeltem Clitellum entstehen. Die Frage war nun: vereinigen sich beide Theilstücke zu einem neuen Individuum, und wie gestalten sich dessen geschlechtlichen Funktionen?

Leider ist mir, wie ich vorweg bemerken will, die Beantwortung der Frage nicht gelungen; denn die Versuchsthiere vermochten aus

bestimmten gleich zu erörternden Gründen nur eine kurze Zeit zu leben.

Die Versuchsanordnung war folgende: das Kopfstück umfasste den vorderen Körpertheil eines Wurmes bis inklusive Clitellum und einige folgende Segmente (also ca. 40 oder mehr), das Schwanzstück bestand aus einem der ersten acht Segmente beraubten, sonst aber vollständigen, Wurmkörper. Die Vereinigung erfolgte auf die gewöhnliche Art und Weise durch vier Seidenligaturen.

Trotz sorgfältigster Verbindung der Theilstücke fand bei den meisten Thieren innerhalb der ersten 2—3 Tage nach der Operation eine Trennung in der Weise statt, dass das Kopfstück durch Autotomie mehrere Segmente nahe der Vereinigungsstelle abstieß. Dieselben blieben, durch die Nähte gehalten, dem Schwanzstück anhaften. Vielfach starben diese kleinen abgeschnürten Stückchen trotz ihres Zusammenhanges mit der Wundfläche des Schwanzstückes in einigen Tagen ab; in anderen Fällen erhielten sie sich indessen lebend und verwuchsen mit dem Schwanzstück, so dass doch eine Transplantation, wenn auch nicht die ursprünglich beabsichtigte, zu Stande gekommen war. Auf diese Art von Pfropfung werde ich unten näher einzugehen haben. Die Autotomie trat sicher ein bei all denjenigen Versuchsthieren, bei welchen die Schnittstelle des Kopfstückes weiter nach hinten angebracht worden war, als oben angegeben. Oft aber störte sie die Versuche auch dann, wenn jene Schnittstelle vor dem Clitellum lag.

Bei den vereinigt gebliebenen Versuchsthieren stießen sich im Verlauf der ersten acht Tage die sämmtlichen Nähte von selbst ab; die Vereinigung erwies sich meist gut. Indessen machte sich bei den in feuchtem Fließpapier gehaltenen Thieren nach 7—10 Tagen eine eigenthümliche Erscheinung bemerkbar: während der Darm des Schwanzstückes sich in den ersten Tagen nach der Operation geleert hatte und auch weiterhin in diesem Zustand verblieb, zeigte das Kopfstück vor der Vereinigungsstelle eine immer stärker werdende Auftreibung, bis es schließlich ein dickes, flaschenförmiges Aussehen angenommen hatte. Zugleich wurde es matt und betheiligte sich schließlich in keiner Weise mehr an der Fortbewegung, so dass es vom lebhaft vorwärtskriechenden Schwanzstück einfach als unbewegliche Masse fortgeschoben wurde. Nach 12—14 Tagen starb gewöhnlich das Kopfstück ab. Die nähere Untersuchung ergab, dass der Tod in Folge von Darmzerreißung eingetreten war. Der Darm, wie die Leibeshöhle war prall erfüllt von einer bedeutenden Menge

von Nahrungsballen, welche nicht im Stande gewesen waren, die Vereinigungsstelle zu passiren.

Wir erinnern uns, dass dem Schwanzstück die ersten acht Segmente entfernt worden waren. Der betreffende Schnitt traf gerade die Gegend des engen Ösophagus, dessen Lumen in Folge der Operation, wie ich mich an andern Objekten überzeugen konnte, sich vollständig verschloss, so dass nicht der geringste Darminhalt aus dem Kopfstück in das Schwanzstück überzutreten vermochte. Dieselbe Erfahrung machte ich bei allen in Fließpapier gehaltenen, auch wenn gut vereinigten Thieren. Der Versuch, vor der Vereinigungsstelle eine Darmfistel anzulegen, hatte keinen Erfolg; die Thiere gingen ebenfalls zu Grunde.

Bemerken will ich noch, dass ich bei einem Thier am 10. Tage eine Nervenverbindung beider Theilstücke nachweisen konnte.

Nach diesen ungünstigen Resultaten versuchte ich es, die Thiere in feuchter Kammer ohne jedwede Nahrung zu halten. (Vor der Operation war natürlich der Darm des Kopfstückes durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand vollständig entleert worden.) Es zeigte sich indessen, dass auch allein durch die Aufnahme von Wasser eine Darmruptur erfolgen konnte. Ich war mir von vorn herein, auch ohne diese Erfahrung gemacht zu haben, wohl bewusst, dass ich auf diese Weise auch nicht würde zum Ziele gelangen können; denn die Nothwendigkeit einer über Jahre hinaus fortgesetzten Beobachtung würde bei den ungünstigen Lebensbedingungen in der feuchten Kammer wohl einen Erfolg vereitelt haben. Wenn ich indessen den Versuch unternahm, so geschah es lediglich aus dem Grunde, um nachzuweisen, dass eine dauernde Vereinigung möglich sei.

Meine Ansicht über die muthmaßliche Gestaltung der geschlechtlichen Funktionen des durch die Transplantation gewonnenen neuen Individuums geht dahin, dass beide Geschlechtsapparate neben einander selbständig funktionirt haben würden. Diese Ansicht stützt sich auf die an anderen Versuchsthieren gemachte Erfahrung, dass in jedem Falle das betreffende Theilstück bezüglich der Geschlechtsorgane seine volle Selbständigkeit bewahrt.

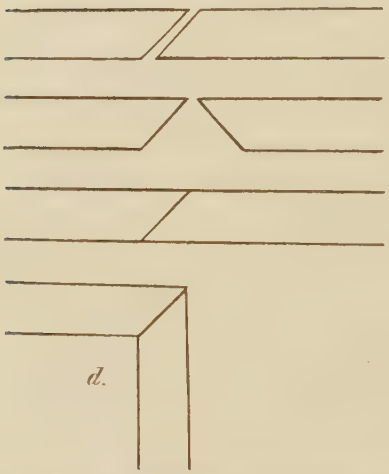
g. Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche.

Bei sämmtlichen bisher aufgeführten Versuchen bildeten die zu vereinigenden Wundflächen der Theilstücke stets Querschnitte des

Körpers. – In diesem Abschnitt sollen dagegen solche Versuche beschrieben werden, bei welchen Theilstücke mit schiefen Wundflächen zur Verheilung gebracht wurden. Um eine bestimmte Norm für alle derartigen Versuche festzuhalten, wurde der schiefe Schnitt in allen Fällen unter einem Neigungswinkel von 45° gegen die Körperlängsachse angelegt; die so hergestellte Wundfläche ist nur wenig größer als diejenige eines genauen Querschnittes.

Wir haben zunächst zu unterscheiden zwischen einer Verbindung von zwei »gleichsinnig schiefen« Wundflächen und einer solchen von zwei »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen. Bei den ersteren (siehe Figur III *a*, *c*) resultirt aus der Vereinigung ein normal gestaltetes Thier, bei der letzteren (Fig. III *b*) dagegen ein Individuum, dessen Körper Winkelform besitzt (Figur III *d*).

Fig. III.



Schema zur Erklärung der Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche. *a*, *c* Vereinigung von »gleichsinnig schiefen« Wundflächen. *b*, *d* Vereinigung »entgegengerichtet schiefer« Wundflächen (Winkelbildung).

Innerhalb dieser scharf von einander zu trennenden Gruppen ist die Vereinigung zweier schief dorso-ventral und eine solche zweier schief transversal verlaufender Wundflächen möglich. In allen Fällen handelt es sich um eine Vereinigung ohne Achsendrehung der Theilstücke, d. h. eine Vereinigung von Rücken mit Rücken und Bauch mit Bauch. Um eine Winkelbildung des Körpers durch Autoplastik zu erzielen, ist es nur erforderlich, aus dem Körper des Wurmes ein keilförmiges Stück zu excidiren und die so geschaffenen Wundflächen zur Vereinigung zu bringen; die Lage der Keilbasis bestimmt die Stelle der Konkavität des Winkels (Fig. III *b*). Die Verbindung der Theilstücke geschah bei »gleichsinnig schiefen« Wundflächen durch vier, bei »entgegengerichtet schiefen« Flächen durch sechs Seidenligaturen.

α. Vereinigung zweier »gleichsinnig schiefen« Wundflächen (Darstellung von normal gestalteten Individuen).

Diese Vereinigungen sind nicht viel schwieriger wie die gewöhnlichen »Vereinigungen in normaler Stellung«. Die Abstoßung der Nähte erfolgt, wie bei diesen, innerhalb der ersten 8 Tage. Häufig stoßen sich mit der von der Operationsstelle producirten schleimigen Masse die nekrotisch gewordenen scharfen Partien der Wundränder ab; in Folge dessen ist die Vereinigungsstelle auch stets durch eine mehr oder weniger tiefe Furche ausgezeichnet (Fig. IV). Hier und da werden kleine unregelmäßige Wucherungen der Wundränder wahrgenommen. Im Allgemeinen besitzt also die Vereinigungsstelle eine etwas unregelmäßigere Konfiguration, als bei den gewöhnlichen »Vereinigungen in normaler Stellung«.

Die Darmkommunikation erfolgt in 4—12 Tagen, also fast in derselben Zeit, wie bei jenen. Ebenso treten die Ganglienketten nach 12—16 Tagen in eine funktionsfähige Verbindung. Die Blutgefäßkommunikation stellt sich bei schief dorsoventralen Wundflächen schwerer her, als bei schief transversalen. Während im letzteren Falle die Pulswelle günstigenfalls schon nach 10 Tagen die Vereinigungsstelle passirt, bildet sich im ersteren Falle meist ein Blutsinus, durch welchen in einem Falle erst nach Ablauf von 3 Wochen der Blutstrom sich fortsetzte.

Das gegenseitige Verhalten der Segmentgrenzen der Theilstücke ist sehr charakteristisch. Dieselben gehen nach Ablauf von 2—3 Monaten fast vollständig in einander über (Fig. IV), wobei Segmentanomalien nicht selten sind. Wie hat man sich diese Erscheinung zu erklären? Ich möchte sie mir folgendermaßen erklären.

Fig. IV.

Vereinigung zweier Theilstücke mit »gleichsinnig schiefen« Wundflächen. Darstellung des Verhaltens der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle.

Den äußeren Segmentgrenzen entsprechen im Innern die Dissepimente. Wir müssen a priori annehmen, dass der Wurmorganismus bei seiner nach allen Seiten hin sich bethätigenden Regenerationsfähigkeit bestrebt sein wird, bei eventuellen Defekten des Hautmuskelschlauches mit theilweiser Zerstörung der betreffenden Septen, diese Dissepimente, welche als wichtige Einrichtungen im Organismus der segmentirten Würmer zu betrachten sind, baldmöglichst und vollständig zu ersetzen. Denken wir uns nun zwei Theilstücke mit ihren gleichsinnig schiefen

Wundflächen vereinigt, so werden die verletzten Dissepimente beider Theilstücke vorwachsen, sich regeneriren.

Besteht zwischen den Theilstücken ein unsegmentirtes Narbengewebe (Regenerationsgewebe), so wird dasselbe von den vorwachsenden Septen durchzogen und so innerlich segmentirt. Mit dem Vorhandensein der Septen als Ausdruck der inneren Segmentirung geht einher die Bildung äußerer Segmentgrenzen. Da nun die Dissepimente von beiden Theilstücken aus vorwachsen, so müssen sie entweder einzeln auf einander treffen oder an einander vorbeiwachsen. Da Letzteres unzweckmäßig wäre, und da ferner hier gleichartige Organe einander gegenüber stehen, die wechselseitig einen »Richtungsreiz« (Herbst, 52) auf einander ausüben, so erscheint es wahrscheinlich, dass auch schließlich solche Dissepimente sich vereinigen, die nicht genau einander gegenüber standen. Es wird so eine Segmentirung des Narbengewebes und (nach einer bestimmten Zeit) eine mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der Segmentgrenzen an der Transplantationsstelle bewirkt. Dass bei diesen Vorgängen Segmentanomalien vorkommen müssen, erscheint wohl ziemlich plausibel. Die Verschmelzung der Segmente an der Vereinigungsstelle bedingt eine bedeutend größere Einheitlichkeit des durch die Transplantation dargestellten Individuums und eine bessere Anpassung der Theilstücke an einander, zumal, wenn die Neubildung der Muskulatur nach ähnlichen Principien erfolgt, wie die Segmentirung. Dass die Stellung der Versuchsthiere bei der Lokomotion im Allgemeinen ebenfalls einen gewissen Einfluss auf die Gestaltung der Metamerie an der Transplantationsstelle hat, muss man annehmen.

Im Einklang mit dieser Erklärung steht die Thatsache, dass die eventuelle Segmentirung eines reichlich entwickelten Regenerationsgewebes, wie es bei Transplantationen von Schwanzstücken bisweilen vorkommt, zunächst ausgeht von einem eventuell stehen gebliebenen alten Segmentrest (vorausgesetzt natürlich, dass der betr. Operationsschnitt den Körper nicht genau quer, sondern etwas schief traf). Auch hier hat man es mit einer im Innern verlaufenden Regeneration des betr. Segmentes zu thun. Die gänzliche Neuentstehung von Segmenten in solchem reichlich entwickelten Narbengewebe wird die histologische Untersuchung aufzuklären haben.

Bezüglich der Bewegung und des sonstigen Verhaltens der Versuchsthiere dieser Reihe gilt genau dasselbe, wie von »Vereinigungen in normaler Stellung«.

β. Vereinigung zweier »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen (Winkelbildung). (Fig. 8.)

Wie bereits oben erwähnt, wird eine Winkelbildung bei autoplastischer Vereinigung dadurch erzielt, dass man ein keilförmiges Stück excidirt und die so dargestellten entgegengerichteten Wundflächen vereinigt (siehe Textfigur III *b*, *d*). Durch entsprechendes Zuschneiden der Theilstücke lassen sich ebenso auch homo- und heteroplastische Vereinigungen erzielen. Die Lage der Keilbasis bezeichnet die Konkavität des Winkels

Man kann Winkel der Frontalebene (bei schief transversalen Schnittflächen) und Winkel der Sagittalebene (bei schief dorsoventralen Schnittflächen) unterscheiden. Die letztgenannten Vereinigungen lassen noch die Modifikation zu, die Konkavität nach oben oder nach unten zu verlegen. — Dauernde Vereinigungen sind hier schwerer zu erzielen, wie bei den Versuchen der vorigen Reihe, da ein Ausreißen der Nähte bei der abnormen Stellung der Theilstücke außerordentlich häufig erfolgt. Auch Trennungen nach dem Abstoßen der Nähte wurden hier nicht selten beobachtet.

Betrachten wir zunächst einen Fall von Winkelbildung der Frontalebene an einem Individuum des Versuchs Nr. 169 (Fig. 8). Operation am 11. Juni 1896; autoplastische Transplantation bei Lumbricus rubellus. — Die Konkavität des Winkels liegt linksseitig.

Die Lokomotion ist anfangs sehr gestört, indem das Schwanzstück meist, ohne sich an der Bewegung zu betheiligen, nachgezogen wird. Die ursprünglich rechtwinkelige Knickung des Körpers geht dabei über in einen stumpfen Winkel.

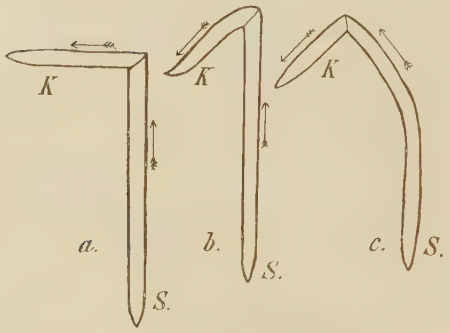
Am 15. Juni haben sich sämmtliche Nähte abgestoßen; die Vereinigung erscheint gut. Der Eintritt der Darmkommunikation erfolgte am 20. Juni (also am 9. Tage). Über das Verhalten des Dorsalgefäßes liegen Aufzeichnungen nicht vor.

Am 8. Juli (also nach 27 Tagen) konnte ich das Vorhandensein einer funktionsfähigen Verbindung der Ganglienketten konstatiren. Bei schwacher Reizung des Kopfstückes erfolgte eine deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes. In der Bewegung war eine deutliche Veränderung vor sich gegangen: die Kontraktionswellen des Kopfstückes theilten sich dem Schwanzstück mit; das ganze Thier bewegte sich nunmehr als einheitliches Individuum. Die ganze Art und Weise des Kriechvorganges war, bedingt durch die abnorme Stellung der Theilstücke, eine so eigenthümliche, dass es sich lohnt etwas näher darauf einzugehen.

Die Bewegung des ganzen Thieres war keine geradlinige, wie wir sie gewöhnlich beim normalen Regenwurm und auch bei allen vorher beschriebenen Versuchen finden, sondern eine deutliche Kreisbewegung, vergleichbar mit einer sog. »Zwangsbewegung«, wie sie bei einseitigen Hirnverletzungen der höheren Thiere beobachtet wird. — Wie kommt diese Kreisbewegung zu Stande?

Jedes der beiden Theilstücke hat das Bestreben sich in der Richtung seiner eigenen Längsachse fortzubewegen. Da nun die Längsachsen der Theilstücke rechtwinkelig zu einander gestellt sind, so ist eine geradlinige Fortbewegung des ganzen Thieres unmöglich. Das Kopfstück versucht mittels einer Verdünnungswelle in der Richtung seiner Längsachse sich vorwärts zu schieben. Ist diese Verdünnungswelle des Kopfstückes auf das Schwanzstück übergetreten, so schiebt sich dieses ebenfalls vor, und zwar in der Richtung seiner Längsachse, und da es mit dem Kopfstück fest verbunden ist, wird letzteres in seiner hinteren Partie seitlich abgelenkt und erhält so eine andere Richtung (Fig. V *b*). Mit dem Einsetzen der zweiten Verdünnungswelle vollzieht sich die Fortbewegung des Kopfstückes in dieser neuen Richtung, es wird indessen wieder von seiner Bahn durch das Schwanzstück abgelenkt, schlägt die neue Richtung ein etc. Eine gleiche Einwirkung übt das Kopfstück auf das Schwanzstück aus, das letztere erfährt bei dem Anlangen der Verdickungswelle des Kopfstückes an die Vereinigungsstelle durch den Längszug ebenfalls eine seitliche Ablenkung, und war in seinen vorderen Partien (Fig. V *c*). Da die wechselseitig erfolgenden seitlichen Ablenkungen der Theilstücke stets in demselben Sinne erfolgen, zugleich die Theilstücke sich aber auch vorwärts bewegen, so muss nothwendiger Weise eine Kreisbewegung des ganzen Thieres resultiren. Eine einigermaßen geradlinige Bewegung des Thieres ist nur dann möglich, wenn die Theilstücke, besonders das Kopfstück, durch entsprechende

Fig. V.



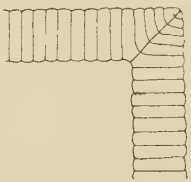
Schematische Darstellung der Bewegung einer Vereinigung mit Winkelbildung. Die Pfeile deuten die jeweilige Bewegungsrichtung der Theilstücke an. *a* die Theilstücke in Ruhestellung. *b* Vorschiebung des Schwanzstückes (*S*), Ablenkung des Kopfstückes (*K*). *c* Vorschiebung des Kopfstückes (*K*) in der neuen Richtung, Ablenkung des Schwanzstückes (*S*).

Biegung des Körpers die fortwährenden passiven Richtungsänderungen zu kompensiren versuchen; stets markirt sich aber dann die Vereinigungsstelle als starke Ausbiegung des Körpers.

Am 1. August ergiebt sich derselbe physiologische Befund. Bezüglich des Verhaltens der Segmentgrenzen beider Theilstücke an der Vereinigungsstelle ist zu konstatiren, dass fast ein vollständiger Übergang der von der Verwundung betroffenen gegenseitigen Metameren stattgefunden hat, und zwar derart, dass um den Scheitelpunkt der Konvexität eine Anzahl derselben sich koncentrisch anordnen (Fig. VI).

Segmentanomalien kommen auch hier natürlich häufig vor. Diese Konfiguration der Segmentirung der Vereinigungsstelle ist für die Winkelbildungen überhaupt charakteristisch. Ferner ist bemerkenswerth, dass an der Konkavität des Winkels die Vereinigung der Wundränder für gewöhnlich nicht vollkommen ist, es schiebt sich vielmehr hier eine schmale Zone von freiliegendem Narbengewebe ein.

Fig. VI.



Vereinigung zweier Theilstücke mit »entgegengerichtet schiefen Wundflächen (Winkelbildung). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle.

Am 26. Juli brachte ich das Thier in Erde, in welche es sich sofort eingrub.

Am 10. November wurde das Thier noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gefunden. Bewegungsversuche auf feuchtem Fließpapier ergaben, dass eine rechtwinkelige Vereinigung nicht mehr bestand. Der Winkel ist vielmehr stumpfer geworden. Beim Kriechen sowohl als auch in der Ruhe zeigte der Gesammtkörper nur noch eine verhältnismäßig geringe Knickung; in Folge dessen war auch die Kreisbewegung des Thieres nicht mehr so deutlich ausgeprägt. Das Thier bewegte sich, allerdings immer noch mit einer seitlichen Abweichung, in einer wenig gekrümmten Linie, wobei der Körper an der Vereinigungsstelle nur noch wenig geknickt erschien. Das Verhalten der Segmentirung war noch dasselbe, wie es oben beschrieben wurde, nur schien mir die Zone des an der Konkavität freiliegenden Narbengewebes sich verbreitert zu haben. Letzteres zeigte auch bereits die Andeutung einer Segmentirung.

Am 25. November ergab sich derselbe Befund.

Am 5. December 1896 fand ich das Thier abgestorben vor. — Alter der Vereinigung also 5 Monate 14 Tage.

Ich möchte auf den Befund vom 10. November etwas näher

eingehen. Wir haben konstatirt, dass nach Ablauf von 5 Monaten die Winkelstellung der Theilstücke, die anfangs sowohl in der Ruhe, wie auch in der Bewegung, deutlich sich markirte, abgenommen hatte. Die abnorme Stellung hat sich allmählich von selbst etwas regulirt. Zweifelsohne würde bei längerer Beobachtungszeit allmählich ein noch größerer Ausgleich der abnormen Stellung zu konstatiren gewesen sein. Diese Regulirung der abnormen Körperform durch Geradstreckung ist auf die Wirkung der »funktionellen Anpassung« (Roux 88) zurückzuführen. Der Hauptfaktor, der dabei in Betracht kommt, ist wohl die Bewegung des winkelförmig geknickten Thieres in der festen Erde (in welcher dasselbe seit $3^1/_2$ Monaten lebte). In den Gängen, welche sich der Wurm in die Erde bohrt, ist die Beibehaltung der rechtwinkeligen Form unmöglich, der Körper wird gezwungen, sich mehr zu strecken und wird in dieser gestreckten Stellung durch die starren Wände des Ganges andauernd gehalten. Die Muskelaktion (und in der Folge auch ihre Anordnung) ändert sich entsprechend dieser Geradstreckung in bestimmter Weise; und eben diese Thatsache ist es, die man als »funktionelle Anpassung« (Roux) bezeichnet. Ob bei der Streckung des Körpers auch noch innere richtende Kräfte, z. B. die Wirkung des Blutstromes, des Nervensystems oder endlich eine »gewisse regulatorische Fähigkeit des Organismus« (Barfurth [4]) mitwirken, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Bei Winkelbildung der Sagittalebene sind zwei Modifikationen denkbar: entweder liegt die Konkavität des Winkels dorsal oder ventral. Die Vereinigung gelingt auch hier in vielen Fällen. Das allgemeine physiologische Verhalten der Versuchsthiere entspricht fast gänzlich demjenigen der Winkelbildungen der Frontalebene. Nur für die Bewegung ist zu bemerken, dass die Stellung des Gesammtkörpers zur Unterlage hier eine viel ungünstigere ist; eine Lokomotion auf ebener Unterlage mit Beibehaltung der durch die Vereinigung bedingten Lage ist bei der Biegsamkeit des Wurmkörpers überhaupt nicht möglich; der Körper beider Theilstücke dreht sich an der Vereinigungsstelle und deren Nähe so, dass auf eine kurze Strecke die seitliche Partie des Körpers mit der Unterlage in Berührung kommt, während der übrige Körper in normaler Weise auf seiner Ventralseite kriecht. Die Bewegung vollzieht sich so in ähnlicher Weise, wie bei einer Winkelung der Frontalebene.

Von den hierher gehörigen Versuchen möchte ich nennen:

Versuch Nr. 220. — 2 Thiere. — Lumbricus rubellus. —

Operirt am 26. August 1896. — Autoplastik. — Die Konkavität des Winkels liegt dorsal. — Am 15. Mai 1897 sind beide Thiere noch lebensfrisch und gut vereinigt. — Alter der Vereinigung also 8 Monate 19 Tage. — Die Winkelung des Körpers tritt besonders bei der Bewegung noch fast eben so stark hervor wie anfangs. Die Wirkung der »funktionellen Anpassung« hat sich hier also noch nicht geltend gemacht; zu bemerken ist allerdings, dass diese Thiere bislang stets in feuchtem Fließpapier und nicht in Erde gehalten wurden.

Versuch Nr. 249. — 2 Thiere. — Lumbricus rubellus. — Operirt am 2. Oktober 1896. — Die Konkavität des Winkels liegt ventral. — Am 15. Mai werden die Thiere, welche am 9. Februar in Erde eingesetzt worden waren, nicht mehr gefunden, nachdem sie am 16. April noch gelebt hatten. Alter der Thiere somit 6 Monate 14 Tage. Im Übrigen gilt auch hier das für Versuch Nr. 220 Angeführte.

Versuch Nr. 250. — 4 Thiere. — Lumbricus rubellus. — Operirt am 2. Oktober 1896. — Die Konkavität des Winkels liegt dorsal. — Am 9. Februar 1897 wurden die Thiere in Erde eingesetzt. Am 15. Mai 1897 wurde nur noch 1 Exemplar lebend gefunden. (Die übrigen 3 Thiere hatten am 16. April noch gelebt, Alter also 6 Monate 14 Tage.) Dasselbe zeigt einen stumpfen Winkel bei der Bewegung. Alter also 7 Monate 13 Tage.

Anhangsweise mag hier noch bemerkt werden, dass Winkelbildung auch als eine Folgeerscheinung von dorsalen oder seitlichen Verwundungen mit Substanzverlust auftreten kann, besonders dann, wenn die Retraktion der Wundränder eine sehr starke war. Solche Fälle finden sich auch in der freien Natur. (Vgl. Fig. 1.)

h. Vereinigung dreier Theilstücke (Fig. 9).

Die Darstellung eines neuen Individuums aus drei Theilstücken kann auf eine doppelte Art und Weise bewerkstelligt werden:

1) indem man mittels einmaliger Operation die drei Theilstücke zur Vereinigung bringt, oder

2) indem man einem aus zwei Theilstücken zusammengesetzten Individuum nach erfolgter Verwachsung noch ein drittes Stück anfügt. — Beide Methoden liefern gute Resultate, nur gestaltet sich die erstere bedeutend schwieriger, weil einerseits in sehr vielen Fällen das Mittelstück abstirbt, besonders, wenn es zu klein gewählt worden war; andererseits kommt es häufig zu einer Trennung der hinteren Vereinigung durch Autotomie im aboralen Theil des Mittelstückes.

Trotz dieser Übelstände verfüge ich doch über einige gute Vereinigungen nach dieser Methode. Betrachten wir z. B. ein Thier des Versuches Nr. 118 (Fig. 9).

Am 26. Februar 1896 wurden drei verschiedenen Individuen der Species Allolobophora terrestris angehörige Theilstücke in normaler Stellung zu einem neuen Thier vereinigt. Der Darm sämmtlicher Theilstücke war vor der Operation durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand entleert worden.

16. März. Sämmtliche Nähte beider Operationsstellen sind abgestoßen; die vordere Vereinigung erscheint tadellos, die hintere kennzeichnet sich durch eine tiefe Furche. Das Auftreten von Nahrungsballen im Mittel- und Schwanzstück, sowie abgesetzter mit blutigem Schleim überzogener Fließpapierkoth lassen mit Sicherheit den Schluss zu, dass eine funktionsfähige Darmverbindung aller drei Theilstücke bestehen muss. — Die Lokomotion ist etwas erschwert. Das kräftig vorwärts strebende Kopfstück vermag zwar das Mittelstück zu einer Bewegung anzuregen, die Kontraktionswellen des letzteren erreichen indessen für gewöhnlich nicht einmal sein aborales Ende, geschweige denn das Schwanzstück; trotzdem zeigt das letztere nicht selten schwache Kontraktionen im Sinne der Bewegungsrichtung des Vorder- und Mittelstückes. Einen eigenthümlichen Anblick gewährt es, wenn auf besondere Reize jedes Theilstück autonome Bewegungen ausführt, wie es häufig vorkommt.

23. April. Die Einschnürung an der hinteren Vereinigungsstelle ist verschwunden. Die Rückengefäße aller drei Theilstücke kommuniciren; die Blutwelle passirt ununterbrochen beide Vereinigungsstellen. Reizungsversuche ergeben, dass Kopf- und Mittelstück eine Verbindung der Ganglienketten besitzen, nicht indessen so Mittel- und Schwanzstück. Das Thier wird in Erde eingesetzt.

3. Juni. Bei schwacher Reizung des Kopfstückes bemerkt man eine deutliche Zuckung der äußersten Schwanzspitze im Moment der Reizapplikation, während die gesammte mittlere Körperpartie in vollkommener Ruhe verharrt. Der Reiz durchläuft also das Mittelstück, ohne eine Muskelaktion auszulösen, ein sicherer Beweis für die Einheitlichkeit des Nervensystems der drei vereinigten Theilstücke. Die Lokomotion unterscheidet sich in nichts von der eines normalen Regenwurmes.

Am 15. Mai 1897 (also nach 14 Monaten 19 Tagen) erscheint das Thier vollkommen lebensfrisch und gut verwachsen, so dass die Vereinigungsstellen hauptsächlich nur durch die Farbendifferenz der

Theilstücke markirt werden (Fig. 9). Die letztere ist allerdings ziemlich in die Augen fallend: auf das nach hinten zu heller werdende Kopfstück folgt das stark pigmentirte Mittelstück, und auf dieses ein wieder helleres Schwanzstück. Neben dieser eigenthümlichen Abstufung der Farben zeichnet sich das ganze Thier aus durch seine bedeutende Länge, so dass dieser Wurm einen höchst eigenthümlichen Anblick gewährt. Hervorheben möchte ich noch, dass die beschriebenen Färbungsdifferenzen genau ebenso zur Zeit der Vereinigung bestanden, dass also im Verlauf von fast 15 Monaten, trotz bester Verwachsung, sich nicht das Geringste an den Eigenthümlichkeiten der einzelnen Theilstücke geändert hat.

Die dauernde Vereinigung dreier Theilstücke nach der oben angegebenen zweiten Methode ist wesentlich leichter, obgleich auch hier häufig eine Trennung der hinteren Vereinigung durch Autotomie des Mittelstückes vorkommt. Die zweite Operation erfolgte gewöhnlich 4 Wochen nach der ersten, also zu einer Zeit, wo eine vollkommene Verwachsung der ersten Operationsstelle als bestehend angenommen werden konnte. Diese Transplantationen unterscheiden sich also in nichts von den gewöhnlichen Vereinigungen zweier Theilstücke. Das Endresultat ist natürlich genau dasselbe, wie es im Vorstehenden für die nach der ersten Methode dargestellten Transplantationen beschrieben wurde.

Wie wir gesehen haben, kann also auch durch die Vereinigung dreier Theilstücke ein neues Individuum dargestellt werden. Diese Vereinigung ist eine dauernde, und es behalten auch hier die einzelnen Theilstücke trotz innigster Verwachsung ihre individuellen Eigenthümlichkeiten vollständig bei.

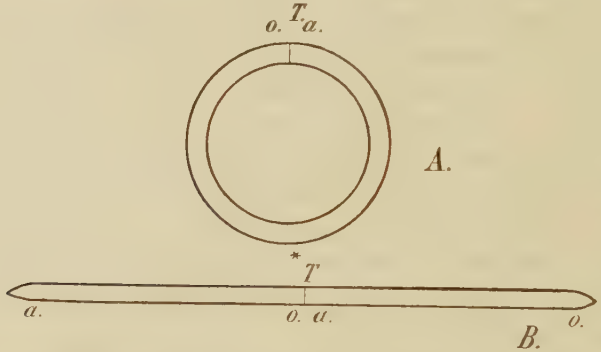
Die Vereinigung von mehr als drei Theilstücken wurde nicht versucht; zweifellos würde auch diesen Versuchen ein Erfolg gewiss sein, wenn sie in genügender Zahl vorgenommen würden.

i. Darstellung eines Ringes aus einem Stück.

Bei allen vorhergehenden Versuchen handelte es sich stets um die Vereinigung von mindestens zwei Theilstücken; es lässt sich indessen zeigen, dass auch mit einem Stück von genügender Länge eine Transplantation ausgeführt werden kann, und zwar in der Weise, dass man sowohl am oralen, wie am aboralen Ende des Körpers eine Wundfläche anlegt und beide mit einander verbindet. Wir erhalten so ein ringförmig gestaltetes Individuum ohne Mund und ohne After, kurzum ohne ein freies Körperende (siehe Fig. VII *A*).

Die Schwierigkeiten, eine solche Vereinigung zu erzielen, sind sehr groß; in den meisten Fällen kommt es bereits während der Operation zu einer Ablösung von Segmenten am aboralen Ende (Autotomie). Ist die Operation scheinbar gut gelungen, so findet man doch am nächsten Tage die Vereinigung fast stets in Folge von Autotomie getrennt. Nach vielen vergeblichen Bemühungen gelang es mir endlich bei einem Thier des Versuches Nr. 89 eine dauernde Verbindung zu erzielen. — Bei einer mittelgroßen Allolobophora terrestris, deren Darm natürlich vorher entleert worden war, wurden am 9. Januar 1896 am oralen Ende fünf Segmente, am aboralen Ende dagegen deren 53

Fig. VII.



Schema zur Darstellung eines Ringes aus einem Stück. *A* der Ring. *T* Vereinigungsstelle. *o* oraler Pol. *a* aboraler Pol. * Stelle, an welcher der Ring durchschnitten wurde, um das Thier *B* zu erhalten, *T* Vereinigungsstelle. *o o* orale, *a a* aborale Pole.

entfernt und die Wundflächen durch vier gewöhnliche Seidenligaturen vereinigt. Zu einer Autotomie kam es ausnahmsweise in diesem Falle nicht, und die Verwachsung erfolgte in der gewöhnlichen Art und Weise.

Was das physiologische Verhalten des Thieres anbelangt, so lag es meist regungslos in seinem Behältnis. Wurde es durch Reize getroffen, so traten heftige Bewegungen der verschiedensten Art auf: Zuckungen, Rollbewegungen, Versuche zu einer Progressivbewegung etc. Diese abnormen Bewegungsformen sind als ein Ausfluss der außerordentlich ungünstigen und abnormen, durch die Transplantation bedingten Gestaltung des Körpers anzusehen und hatten wohl keinen anderen Zweck, als den Körper aus diesen abnormen Verhältnissen zu befreien. Da dieses Bestreben natürlich bei allen Versuchsthieren dieser Reihe in der beschriebenen Weise zum Ausdruck kam, so ließ sich die fast regelmäßig auftretende Autotomie stets

darauf zurückführen. — Hatte das Thier sich etwas beruhigt, so begann es den Versuch zu einer normalen Lokomotion zu machen. Am oralen Ende setzten die Kontraktionswellen ein, die nach hinten zu den Körper entlang liefen, selten aber das aborale Ende erreichten. Das letztere wurde einerseits in Folge der durch die Verdünnungswelle bewirkten Streckung der ersten oralen Segmente um eine dieser Streckung entsprechende Strecke vorwärts geschoben, andererseits durch den Zug, den die Verdickungswelle auf alle hinteren Segmente des Körpers ausübt, gezogen und, da orales und aborales Ende fest mit einander verbunden waren, so ergab sich keine Vorwärtsbewegung, sondern eine der Form des Körpers entsprechende Kreisbewegung. Die Frage nach dem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Nervenverbindung konnte durch Reizungsversuche nicht entschieden werden, da wir es hier ja mit nur einem Theilstück zu thun hatten.

Am 30. Januar 1896 wurde der Ring durch einen der Operationsstelle diametral gegenüberliegenden Schnitt getrennt (Figur VII *B*) und so in eine lang ausgestreckte Form zurückverwandelt. Die Beobachtung des in verhältnismäßig normaler Weise sich fortbewegenden Thieres, sowie Reizungsversuche ergaben, dass eine funktionsfähige Verbindung der Ganglienketten bestand.

Bereits am 4. Februar hatte sich eine neue Afteröffnung am nunmehrigen freien aboralen Ende gebildet, und am 24. Februar konnte ich das erste Auftreten eines viele Segmente umfassenden Schwanzregenerates konstatiren. Die Neubildung eines Mundes resp. eine Kopfregeneration konnte ich bis zum Ende der Beobachtungszeit nicht wahrnehmen.

Am 3. April erschien das Thier etwas matt, es wurde in Folge dessen konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 25 Tage.

2. Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke.

Nachdem Born (11, 12, 12*a*) und Wetzel (99), sowie auch Loeb (71) für gewisse Formen den Nachweis erbracht haben, dass das Gesetz der Polarität im Thierreich keine Gültigkeit besitzt, war es mir darum zu thun, diese wichtige Frage auch in Bezug auf die gegliederten Würmer zur Entscheidung zu bringen. Die Ergebnisse meiner Versuchsreihen werden zeigen, dass es mir, trotz der fast unüberwindlich erscheinenden Schwierigkeiten bei einem Theil der Versuche, gelungen ist die Frage in befriedigender Weise zu beantworten.

a. Vereinigung zweier oraler Pole (Transplantation zweier Schwanzstücke). (Fig. 10.)

Von den Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke möchte ich diese Versuche in den Vordergrund stellen, weil ich durch sie die besten und schönsten Resultate erhielt. Im Ganzen entfallen auf diese Reihe 82 Versuche, von welchen 23 als gelungen zu bezeichnen sind.

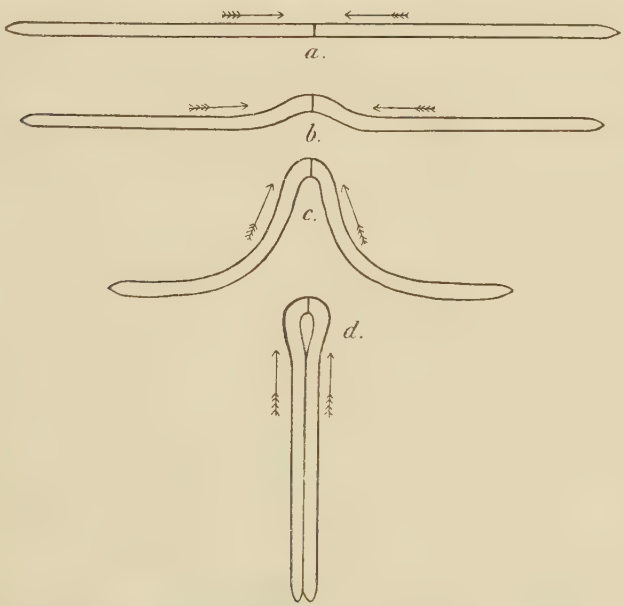
Die Technik ist dieselbe, wie bei den ungleichnamigen Vereinigungen. Durch die Auswahl verschieden langer Theilstücke ließen sich die Versuche in mannigfacher Weise variiren. Verlegte ich z. B. die Schnittstelle beider Theilstücke in die Mitte des Körpers, so ergab sich nach der Transplantation ein vollkommen geschlechtsloses Individuum. Entfernte ich an beiden Theilstücken nur die ersten acht oder weniger Segmente, so erhielt ich ein Thier mit doppeltem Genitalapparat. Durch entsprechende Auswahl der Theilstücke ließen sich auch Thiere mit einem Genitalapparat etc. darstellen. Meist genügten drei bis vier Seidenligaturen, um die Wundflächen in Kontakt zu halten; die gegen einander gerichtete Bewegung der Theilstücke diente dabei als unterstützendes Moment.

Diese Bewegung vollzieht sich in charakteristischer Weise folgendermaßen (siehe Figur VIII : Lagert man das Thier so, dass die Längsachsen der beiden Theilstücke eine gerade Linie bilden (Figur VIII *a*), so beginnt nach einer Weile jedes Theilstück sich selbständig in oraler Richtung nach vorn zu schieben; zu einer wirklichen Vorwärtsbewegung in der Richtung der Längsachse kann es indessen nicht kommen, da die Theilstücke sofort auf einander stoßen und so sich gegenseitig aufhalten.

Bei diesem Bewegungsversuch kann man eine höchst interessante Beobachtung bezüglich der Kontraktionswellen des Hautmuskelschlauches machen, die für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes von großer Bedeutung ist. FRIEDLAENDER 43 kam auf dem Wege theoretischer Erwägungen zu dem Schluss, dass beim Kriechen des normalen Regenwurmes jede aktive Verdünnung in den folgenden Segmenten eine »passive Verdickung oder doch wenigstens die Tendenz zu einer solchen« hervorruft. FRIEDLAENDER gelang es indessen nicht, das Vorhandensein einer solchen passiven Verdickung nachzuweisen, und er musste sich daher begnügen, von einer »Tendenz zu einer solchen« zu sprechen. — Die Beobachtung des Bewegungsvorganges bei vereinigten Schwanzstücken lehrt nun, dass hier eine passive Verdickung außerordentlich

deutlich in die Erscheinung tritt: Die an beiden oralen Enden der Theilstücke zugleich einsetzenden Verdünnungswellen sind, wie beim normalen Regenwurm, bestrebt, die ersten Segmente nach vorwärts zu schieben; während dies beim normalen Regenwurm stets geschehen kann, ist bei unserer Vereinigung ein solches Ausweichen der ersten Segmente nach vorwärts unmöglich; die Stellung der Borsten verhindert aber auch ein Ausweichen des übrigen Körpers nach hinten, es muss somit nothwendigerweise die kräftige Kontraktion der Ring-

Fig. VIII.



Schematische Darstellung des Bewegungsmodus bei der Vereinigung von Schwanzstücken. Die Pfeile deuten die jeweilige Bewegungsrichtung der Theilstücke an. *a* die Theilstücke in Ruhestellung. *b* Beginn der Bewegung der Theilstücke gegen einander, kleine Ausbiegung der Vereinigungsstelle. *c* Vergrößerung der Ausbiegung. Der größte Theil der Theilstücke hat die der Ausbiegung entsprechende Bewegungsrichtung angenommen. *d* Die Theilstücke bewegen sich an einander gelagert in einer Richtung, welche senkrecht auf der ursprünglich eingeschlagenen steht.

muskeln der ersten Segmente (aktive Verdünnung) die nächstfolgenden Segmente zusammendrücken (»passive Verdickung«). Thatsächlich ist diese »passive Verdickung« an beiden Theilstücken deutlich zu sehen, und somit ist ihre Existenz bewiesen. Auf die Bedeutung der passiven Verdickung für die Auffassung der Lokomotion des Regenwurmes ist oben (pag. 25 Anm.) bereits in eingehender Weise hingewiesen worden.

Kehren wir nach dieser Abschweifung nunmehr zu der Bewegung der vereinigten Schwanzstücke zurück. — Trotzdem eine

Vorwärtsbewegung in der gemeinsamen Längsachse, wie wir gesehen haben, schon beim Beginn der Kontraktionswellen unmöglich erscheint, so dauert die Aktion der Theilstücke doch fort. Das Gegeneinanderdrängen wird stärker, und es muss endlich bei der leichten Biegsamkeit des Wurmkörpers zu einer Ausbiegung der Vereinigungsstelle nach der einen oder anderen Seite hin kommen (Figur VIII *b*).

In Folge der fortschreitenden Bewegung der Theilstücke vergrößert sich die Ausbiegung des Körpers immer mehr. Mit dieser Vergrößerung der Ausbiegung werden immer größere Partien des Körpers in ihren Bereich gezogen und damit die Bewegungsrichtungen der Theilstücke entsprechend verändert (Fig. VIII *c*). Schließlich bewegen sich dieselben parallel neben einander liegend in einer Richtung, die senkrecht auf der ursprünglich geradlinigen gemeinschaftlichen Längsachse und der ursprünglich intendirten Bewegungsrichtung steht (Fig. VIII *d*). Die Vereinigungsstelle bildet bei dieser Bewegung, falls die Aktion der Theilstücke eine gleichmäßige war, den vorderen Körperpol des ganzen Thieres. Manchmal erfolgt nicht eine seitliche Ausbiegung der Vereinigungsstelle, sondern eine Ausbiegung nach oben, ein Zustand, der natürlich nicht bestehen bleiben kann. Auch hier entsteht durch das Umkippen der Erhebung eine seitliche Ausbiegung. Bemerkenswerth ist noch, dass bei dem Vorwärtsschieben der Vereinigungsstelle also bei der einsetzenden Verdünnungswelle) die ventrale Seite derselben den vordersten Punkt der Ausbiegung bildet, während mit dem Beginn der Verdickung die Ventralseite wieder fest der Unterlage angedrückt wird. Die Kontraktionswellen erreichen sehr selten das aborale Ende der Theilstücke, sie erlöschen vielmehr fast stets in der Mitte derselben.

Die beschriebene Art und Weise der Bewegung tritt nur dann in die Erscheinung, wenn beide Theilstücke sich in gleichem Maße betheiligen. Bleibt dagegen das eine Stück in Ruhe, während das andere vorwärts zu kriechen versucht, so resultirt aus dem ganzen Bewegungsversuch eine spiralige Aufrollung des ganzen Thieres, da ja stets die Richtung der Längsachse der vorderen Segmente bestimmend ist für die Richtung der weiteren Fortbewegung überhaupt.

Macht das eine Theilstück, wie es häufig geschieht, auf gewisse Reize hin Fluchtbewegungen nach rückwärts, so schließt sich das andere Theilstück dieser Bewegung, in seinem Sinne nach vorwärts, an. In diesem Falle ist die Bewegung beider Theilstücke eine

vollkommen koordinirte. Reizungsversuche ergeben eine Zuckung nur des gereizten Stückes.

Über den weiteren Verlauf der Vereinigung ist wenig zu sagen. Innerhalb der ersten 2—3 Tage entleert sich der Darm gänzlich und verbleibt auch für die Folgezeit in diesem Zustand. Das Abstoßen der Nähte geschieht äußerst schwierig, in vielen Fällen fallen sie überhaupt nicht von selbst ab, sondern müssen nach mehreren Monaten mittels Pincette und Schere künstlich entfernt werden. Der Grund für dieses lange Liegenbleiben der Nähte ist wohl zu suchen in der bedeutend größeren Widerstandsfähigkeit des Hautmuskelschlauches in den vorderen Partien des Körpers. Was die Verbindung der Dorsalgefäße und der Nervenketten anbelangt, so giebt die äußere Besichtigung resp. der physiologische Versuch meist ein negatives Resultat. Es sei hier bemerkt, dass eine histologisch nachweisbare Verbindung der Ganglienketten eintreten kann, indessen scheint sich diese Verbindung in den meisten Fällen nicht auf die die »Zuckbewegung« vermittelnden Leydig'schen Fasern zu erstrecken.

Eine Ausnahme von dieser Regel machte ein einziger Fall, und zwar ein Thier des Versuchs Nr. 92. Hier trat bei Reizung der äußersten Schwanzspitze des einen Theilstückes eine deutliche Zuckung der Schwanzspitze des anderen ein, während der ganze mittlere Körperabschnitt in Ruhe verharrte, ein Beweis dafür, dass bei diesem Individuum eine funktionsfähige Verbindung der Nervenketten und speciell der Leydig'schen Fasern bestand. Die Lokomotion dieses Thieres unterschied sich in nichts von der für vereinigte Schwanzstücke im Allgemeinen beschriebenen Art und Weise.

An dem beschriebenen Bewegungsvorgang änderte sich weiterhin nichts. Selbst die ältesten Individuen dieser Versuchsreihe, welche ich besitze, zeigten genau dasselbe Verhalten bei der Lokomotion, wie die kaum erst vereinigten Thiere.

Die Verbindung der transplantirten Schwanzstücke ist eine dauernde. Man könnte leicht auf den Gedanken kommen, dass es sich bei der Verbindung der Theilstücke nur um eine provisorische Verlöthung handle, dass indessen später bei dem Mangel der wichtigsten Körperabschnitte, der Köpfe, das regeneratorische Bestreben diesen Theil zu ersetzen sich in dem Maße geltend machen würde, dass die Vereinigung, so wie sie durch die Transplantation geschaffen wurde, dauernd nicht zu bestehen vermöchte. Dieser Ansicht huldigte ich auch selbst, als ich die ersten Versuche dieser Reihe unternahm. Es zeigte sich indessen, dass diese vorgefasste

Meinung eine durchaus falsche war. Das Regenerationsbestreben bethätigt sich zwar in vielen Fällen; trotzdem bleibt aber die ursprüngliche Vereinigung dauernd bestehen. Auch solche Thiere, bei welchen es zu keiner Regeneration kommt, die also seit der Operation vollkommen eines Kopfes entbehren, lassen sich, Dank der enormen Lebensenergie der Regenwürmer, eine verhältnismäßig lange Zeit bei tadelloser Vereinigung am Leben erhalten. Ich möchte hier einiger der wichtigsten Versuche besonders Erwähnung thun:

Versuch Nr. 30. — 1 Thier — Lumbricus rubellus. — Operirt am 5. September 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beide Theilstücke umfassen je die beiden hinteren Körperdrittel. — Am 29. November 1895 zeigte sich ein Theilstück sehr matt; das Thier wurde in Folge dessen konservirt. Die Vereinigung ist vollkommen. Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 24 Tage.

Versuch Nr. 65. — 1 Thier — Allolobophora terrestris. — Operirt am 30. November 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beide Theilstücke umfassen je die beiden hinteren Körperdrittel. — Am 5. December 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 5. November 1896 noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also mindestens 11 Monate 6 Tage.

Versuch Nr. 66. — 1 Thier — Allolobophora terrestris. — Operirt am 2. December 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Ein Theilstück umfasst die zwei hinteren Körperdrittel, das andere entbehrt nur der acht ersten Segmente. — Am 12. Februar 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt. — Regeneration an der Vereinigungsstelle ist nicht eingetreten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 10 Tage.

Versuch Nr. 67. — 2 Thiere — Allolobophora terrestris. — Operirt am 2. December 1895. — Vereinigung in normaler Stellung. — Beiden Theilstücken waren die acht ersten Segmente entfernt worden. — Beide Thiere zeigen Kopfregenerate an der Vereinigungsstelle. Das eine wurde am 26. September 1896 in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt (Alter der Vereinigung also 9 Monate 24 Tage); das andere wurde am 3. Juli 1896 todt aufgefunden, nachdem es am 20. Juni noch lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war (Alter der Vereinigung also 6 Monate 18 Tage).

Versuch Nr. 92. — 1 Thier — Allolobophora terrestris. — Operirt am 15. Januar 1896. — Beiden Theilstücken waren die acht ersten Segmente entfernt worden. — Vereinigung in normaler Stellung. — Das Thier zeigte ein Kopfregenerat. — Am 19. Juli 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 3. Juli noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Alter der Vereinigung also 5 Monate 18 Tage.

Versuch Nr. 163. — 1 Thier — Allolobophora terrestris. — Operirt am 2. Juni 1896. — An beiden Theilstücken wurden die sechs ersten Segmente entfernt. — Vereinigung in normaler Stellung. — Am 10. Juli wurde aus dem gut vereinigten Thier ein Ring dargestellt (cf. pag. 90). — Am 25. April 1897 findet sich das Thier noch vollkommen frisch und gut vereinigt. Am 1. Mai 1897 war das Thier gestorben. Alter der oralen Vereinigung also 10 Monate 28 Tage.

Versuch Nr. 174 (Fig. 10). — 1 Thier — Heteroplastische Vereinigung von Allolobophora terrestris und Allolobophora cyanea. — Operirt am 17. Juni 1896. — Beiden Theilstücken waren die ersten acht Segmente entfernt worden. — Vereinigung in normaler Stellung. — Am 19. August 1896 wurde das Thier bei guter Vereinigung konservirt. — Die Artcharaktere der Theilstücke haben nicht die geringste Änderung erlitten. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 2 Tage.

Was die geschlechtlichen Funktionen der Thiere mit doppeltem Genitalapparat anbelangt, so bin ich nicht in der Lage, hierüber weiteren Aufschluss geben zu können, da es sich meist um Teilstücke handelte, die das Stadium der Geschlechtsreife bei der Operation noch nicht erreicht hatten und auch nach Ablauf der Beobachtungszeit noch nicht geschlechtsreif waren. Nach meinen an anderen Versuchen gemachten Erfahrungen würde indessen jeder Geschlechtsapparat selbständig funktionirt haben, wie ja überhaupt auch für die Versuche dieser Reihe die in den vorigen Abschnitten betonte Selbständigkeit der Komponenten jeder Verbindung (abgesehen von der Funktion der longitudinalen Organe) in vollem Umfang gilt. Wurde die Operationsstelle eines Theilstückes zwischen Geschlechtsorgane und Clitellum verlegt, so erfolgte regelmäßig eine allmähliche Rückbildung des letzteren, eine weitere Bestätigung der Abhängigkeit des Clitellums von den Genitalorganen.

Ich möchte nunmehr auf zwei Punkte von Wichtigkeit zu sprechen kommen; der erste betrifft die Neubildung von Segmenten

an der Vereinigungsstelle, der andere die Regeneration von Köpfen ebendaselbst.

Die Neubildung von Segmenten an der Vereinigungsstelle wurde niemals beobachtet bei normalen Vereinigungen und selten bei Vereinigungen unter einem Drehungswinkel von 90° oder 180° (beides in Bezug auf ungleichnamige Theilstücke). Häufig kommt indessen die Neubildung von Segmenten vor bei der Vereinigung gleichnamiger Theilstücke, speciell bei der Verbindung von Schwanzstücken.

Die Segmentneubildung kann natürlich nur bei solchen Transplantationen erfolgen, bei welchen an der Vereinigungsstelle neugebildetes, unsegmentirtes Narbengewebe (Regenerationsgewebe) frei liegt; denn zwischen alten Segmenten können keine neuen entstehen.

Wie entsteht nun solch unsegmentirtes, freiliegendes Narbengewebe?

Das freiliegende Narbengewebe ist aufzufassen als ein Regenerationsgewebe. In allen Fällen der Transplantation von lebensfähigen Theilstücken wird von den beiden Wundflächen aus eine Proliferation der Gewebe stattfinden mit dem Bestreben, die verloren gegangenen Theile zu regeneriren. Da die Wundflächen durch die Nähte auf einander gepresst werden, so stoßen die wuchernden Gewebe bald auf einander und sind gezwungen mit einander zu verschmelzen. Bei normaler Vereinigung ungleichnamiger Theilstücke verwachsen nun, noch bevor die Regenerationsgewebe sich weiter differenziren konnten, die einzelnen longitudinalen Organe und damit fällt hier das weitere Regenerationsbestreben fort.

Anders dagegen, wenn eine Verwachsung der wichtigen Organe nicht stattfinden konnte (bei Drehung) oder wenn durch eine eventuelle Verwachsung kein Ersatz des verlorenen Theiles geleistet wird (bei gleichnamigen Stücken). Hier werden die Regenerationsgewebe auch, sobald sie auf einander stoßen, verwachsen, zumal ja dieselben zum größten Theil aus noch indifferenten Leukocyten bestehen; indessen das Regenerationsbestreben bleibt hier in vollster Stärke thätig: Die Regenerationsgewebe wuchern gewissermaßen »innerlich« weiter und suchen sich in der Richtung der Längsachse des Körpers auszudehnen, so weit dies die Nähte gestatten. Sind die letzteren locker geknotet, so kann ein solches Weiterwachsen der Regenerationsgewebe in besonders ausgiebigem Maße erfolgen. Die Polarität spielt bei diesen Vorgängen ziemlich sicher keine Rolle.

Es müssen also, wie aus dem Gesagten hervorgeht, die Theilstücke von dem mehr oder weniger umfangreichen, zunächst noch undifferenzirtem Regenerationsgewebe (Narbengewebe) aus einander gedrängt werden.

Eine derartige unsegmentirte Partie am Körper der die Segmentirung in so ausgeprägtem Maße zur Schau tragenden gegliederten Würmer kann natürlich nicht als solche bestehen bleiben, und es treten denn auch bald sichtbare Segmentgrenzen auf; so bildeten sich bei einem Thier des Versuches Nr. 163 (normale Vereinigung von Schwanzstücken) an dem ziemlich reichlich entwickelten Narbengewebe zwischen den beiden Theilstücken ein normales Segment und zwei »compound metameres« (Morgan [76]) aus (cf. Fig. 12 *b*). Ähnliches wurde bei zwei anderen normalen Vereinigungen von Schwanzstücken beobachtet (Versuch Nr. 285). Hier erfolgte in dem einen Fall die Neubildung von zwei, in dem anderen die Neubildung von drei ziemlich normalen Segmenten zwischen den vereinigten Theilstücken. Diese Fälle unterscheiden sich indessen dadurch von dem oben angeführten (Versuch Nr. 163), dass das Narbengewebe hier zugleich mit der Anlage von Segmentgrenzen ein Kopfregenerat zu bilden begann. Mit dem Eintritt der Segmentirung bemerkt man zugleich, dass durch das »Narbengewebe« hindurch eine Kommunikation der Leibeshöhle beider Theilstücke entsteht. In wie weit die inneren Organe in diesem »Narbengewebe« bereits differenzirt sind, wird die histologische Untersuchung ergeben. Die fast stets an den neugebildeten Metameren sich vorfindenden Segmentanomalien erklären sich aus der Art und Weise der Entstehung der gesammten Neubildung.

Die auf die beschriebene Art und Weise gebildeten Segmente sind nicht zu identificiren mit sogenannten »Halbsegmenten«, wie sie Fielde (34) bei der Regeneration der Regenwürmer beobachtet haben will. Bereits von Hescheler (53) und Morgan (76) wurde darauf hingewiesen, dass es sich bei den von Fielde beschriebenen Halbsegmenten, durch welche das Wachsthum bewirkt werden sollte, wahrscheinlich um vorher bereits dagewesene Segmentanomalien gehandelt habe, eine Auffassung, der ich mich vollständig anschließen muss.

Die neugebildeten Segmente des »Narbengewebes« der Vereinigungsstelle sind ein Produkt echter aber früh unterdrückter Regeneration, welche einen Ersatz der verloren gegangenen Theile bewirken wollte. Wir haben also hier eine Vergesellschaftung von Regeneration und Verwachsung zweier Regenerationsgewebe.

Die Regeneration von Köpfen an der Vereinigungsstelle zweier Schwanzstücke wurde im Ganzen bei sieben Versuchsthieren beobachtet. In sechs Fällen regenerirte sich nur ein Kopf, in einem Falle kam es indessen zur Neubildung von zwei Köpfen.

Betrachten wir zunächst die Regeneration eines Kopfes an einem Thier des Versuchs Nr. 67 (Fig. 13 *a* und *b*).

Am 2. December 1895 wurde die Transplantation vorgenommen. Zur Vereinigung gelangten zwei Theilstücke von Allolobophora terrestris, denen die acht ersten Segmente abgeschnitten worden waren. Am 6. Januar 1896 (also nach 35 Tagen) zeigte sich, nachdem die Nähte mit Schere und Pincette entfernt worden waren, eine minimale, kaum sichtbare Regenerationsknospe an der Ventralseite des reichlich entwickelten Narbengewebes (Fig. 13 *a*). Dieselbe wuchs rasch; am 20. Januar konnte ich bereits mit Hilfe der Lupe eigene deutliche Bewegung (Einziehen und Ausstrecken), sowie die Andeutung des Mundes und des Rückengefäßes wahrnehmen.

Am 12. März ergab eine genaue Beobachtung der inzwischen bedeutend gewachsenen Knospe, dass dieselbe fünf Segmente zählte, außerdem hatten sich an dem Narbengewebe, aus welchem das Regenerat hervorgewachsen zu sein schien, einige unregelmäßige Segmente differenzirt (Fig. 13 *b*). Die Lokomotion des Thieres erfolgt in eben derselben Art und Weise, wie sie im Allgemeinen für vereinigte Schwanzstücke beschrieben wurde; das Kopfregenerat bildet dabei den vorderen Körperpol des ganzen Thieres. Weder der Art der Bewegung, noch Reizungsversuchen war mit Bestimmtheit zu entnehmen, welchem Schwanzstück die Kopfknospe zugehörte.

Am 3. Juli 1896 wurde das Thier todt aufgefunden, nachdem es am 20. Juni noch vollkommen lebensfrisch und gut vereinigt gewesen war. — Alter der Vereinigung also 6 Monate 18 Tage. Nahrung wurde während dieser Zeit nicht aufgenommen.

Die Regeneration eines Kopfes wurde ferner beobachtet bei je einem Thier der Versuche Nr. 92 und 240, sowie bei zwei Thieren des Versuches Nr. 284. In allen diesen Fällen waren Theilstücke vereinigt worden, die der fünf bis acht ersten Segmente entbehrten; es entwickelte sich ein mehr oder weniger umfangreiches Narbengewebe an der Vereinigungsstelle, aus welchem in den beiden erstgenannten Fällen nach 20 resp. 35 Tagen, bei den beiden Thieren des Versuches Nr. 284 nach 47 Tagen eine Kopfknospe hervorwuchs. Das Narbengewebe selbst differenzirte sich in mehrere z. Th. unregelmäßige Segmente (cf. pag. 79).

Die Segmentanzahl der Kopfregenerate betrug

bei Versuch Nr. 92 4
» » Nr. 240 5
» » Nr. 284*a* 3
» » Nr. 284*b* 4

Alle diese Formen zeigen im Großen und Ganzen dasselbe Aussehen, wie wir es bei dem genauer beschriebenen Thier des Versuches Nr. 67 kennen gelernt haben (cf. Fig. 13*a* und *b*). Eine sekundäre Trennung der Theilstücke fand niemals statt.

Eine kurze Sonderbesprechung verdient ein Exemplar des Versuches Nr. 285 (Fig. 14).

Am 5. November 1896 versuchte ich die Vereinigung dreier Theilstücke mit ihren gleichnamigen Polen, indem ich das mittlere Körperdrittel eines Wurmes umgekehrt in die Kontinuität eines auf der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Körperdrittel durchschnittenen zweiten Wurmes einsetzte. Die vordere Vereinigung der aboralen Pole löste sich, wie fast immer, bereits am 2. Tage, so dass eine einfache tadellose Vereinigung von Schwanzstücken resultirte, und zwar solcher Schwanzstücke, die beide des ersten Körperdrittels ermangelten (das ehemalige Mittelstück hatte im Verlauf der ersten vier Wochen das verlorene hintere Körperdrittel fast vollständig regenerirt). Am 18. Februar 1897 (also nach 3 Monaten 13 Tagen) trat die erste Anlage eines Kopfregenerates an der Vereinigungsstelle hervor. Dasselbe nahm verhältnismäßig rasch an Umfang zu. Die nähere Untersuchung ergab Folgendes (Fig. 14): das Regenerat tritt merkwürdiger Weise nicht an der Ventralseite hervor, wie es bei allen vorstehend angeführten Exemplaren der Fall war, sondern an der einen Seite; es liegt, um einen andern Ausdruck zu gebrauchen, nicht in der Sagittal-, sondern in der Frontalebene. Die Gestalt des Regenerates ist kurz und gedrungen, es erscheint nach dem einen Theilstück hin gekrümmt. Die Krümmung ist bedingt durch die höchst merkwürdige Segmentirung der Neubildung: die Konkavseite umfasst sechs Segmente, die Konvexseite genau die doppelte Anzahl. Außerdem erscheinen erstere breiter als letztere. Wir haben also hier eine Anzahl komplicirter »compound metameres«, von denen das erste besonders interessant ist; denn hier gehören zu einem Halbsegment der einen Seite sieben resp. acht Halbsegmente der andern Seite. Weiterhin ist bezüglich der Segmentirung bemerkenswerth, dass zwei Segmente des einen Theilstückes direkt auf die Neubildung sich fortsetzen. Da die

letztere senkrecht auf der gemeinsamen Längsachse der Theilstücke steht, so müssen die betr. Segmente einen mehr oder weniger großen Bogen an der dorsal gelegenen Übergangsstelle bilden. Es kommt so besonders an dem einen Segment eine merkwürdige Spirale heraus, die an der Ventralseite des betr. Theilstückes beginnt, sich rechts herum auf dessen Dorsalseite zieht, hier im Bogen auf die Neubildung übergeht, um an deren Ventralseite zu enden.

Um festzustellen, welchem der beiden Theilstücke das Kopfregenerat zugehört, wurden Reizversuche angestellt. Ein ganz sicheres Ergebnis lieferten dieselben nicht. Es schien mir aber, als ob die Neubildung mit dem ursprünglichen Hinterstück (in der Fig. 14 links) in engerer Beziehung stände, als mit dem ursprünglichen Mittelstück. Auch die Richtung der Biegung des Regenerates spricht hierfür.

Am 8. April 1897 wurde das Thier konservirt. Alter also 5 Monate 3 Tage.

Dieser Fall scheint von sämmtlichen bisher beschriebenen Fällen in so fern eine Ausnahme zu bilden, als hier das Regenerat nicht auf der Ventralseite, sondern auf der einen Seite der Vereinigungsstelle der Theilstücke senkrecht steht. Von Wichtigkeit ist aber für diesen Fall der Umstand, dass die Ventralseite des Regenerates eine direkte Fortsetzung der Ventralseite des in der Figur links gelegenen Theilstückes ist, und somit ist ein principieller Unterschied zwischen diesem Fall und den vorstehend beschriebenen Fällen nicht vorhanden. Jedenfalls ist das hier in Rede stehende Exemplar im Vergleich zu den letzteren ziemlich abnorm.

Die Neubildung zweier Köpfe an der Vereinigungsstelle beobachtete ich bei einem Thier des Versuches Nr. 67 (Fig. 15 *a*, *b*, *c*). Am 2. December 1895 wurden zwei Theilstücke von Allolobophora terrestris, bei welchen die acht ersten Segmente entfernt worden waren, in normaler Stellung vereinigt. Am 14. Januar 1896, also nach 43 Tagen, zeigte sich an der Ventralseite der Vereinigungsstelle die erste Anlage eines Kopfregenerates, neben welchem sich am 22. Januar eine zweite kleine Knospe bildete (Fig. 15 *a*). Beide Köpfe, denn als solche waren die Regenerate zweifellos aufzufassen, entwickelten sich schnell weiter, bis sie nach Verlauf von etwa drei Monaten die Größe und den Umfang eines normalen Kopfes erreicht hatten (Fig. 15 *b*, *c*). Beide Regenerate erschienen nunmehr gleich groß und unterschieden sich in ihrer Farbe kaum noch von den alten Schwanzstücken. Die Zahl der Segmente der Kopf-

regenerate ist 6 resp. 5. Das die transplantirten Theilstücke verbindende Narbengewebe ist unvollständig und unregelmäßig segmentirt. Die Köpfe liegen an der Ventralseite des Thieres in transversaler Richtung dicht neben einander.

Das Kriechen des ganzen Thieres geschieht im Allgemeinen in derselben Art und Weise, wie oben für die Vereinigungen von Schwanzstücken im Allgemeinen beschrieben, nur machen die beiden Köpfe ihren Einfluss auf die Fortbewegung in der Weise geltend, dass sie als Spitzen sich vorschieben, und dass das Gegeneinanderdrängen der Theilstücke nur noch wenig hervortritt. Man sieht deutlich, wie der Impuls zur Bewegung ausgeht von den beiden Köpfen, an deren Spitze auch die auf die Schwanzstücke sich fortsetzenden Kontraktionswellen beginnen. Wichtig ist die Stellung der Köpfe bei der Bewegung. Ist beim Beginn der Lokomotion die Ausbiegung der Vereinigungsstelle des geradlinig hingelegten Thieres erfolgt, so stellen sich die Köpfe so ein, dass der eine die Fortsetzung der nunmehrigen Längsachse des ersten Schwanzstückes, der andere die Fortsetzung derjenigen des zweiten Schwanzstückes bildet (Fig. 15 *b*, *c*). Die Köpfe nehmen so während der ganzen Bewegung eine gekreuzte Stellung ein.

Entsprechend den Kontraktionen des betr. Kopfes schiebt sich bald das eine, bald das andere Schwanzstück vor. Diese Art der Fortbewegung spricht schon entschieden dafür, dass jeder Kopf einem bestimmten Schwanzstück zugehört, dass sie also nicht, wie es beim ruhenden Thier wohl den Anschein hat, einem neutralen Gebiet entsprossen sind.

Reizungsversuche bestätigen diese Annahme vollkommen. Reizt man einen Kopf, so zuckt stets nur das bereits durch die Bewegung als zu ihm gehörig gekennzeichnete Schwanzstück, niemals aber beobachtet man eine Reaktion des anderen Kopfes resp. Schwanzstückes. Berührung des einen Schwanzstückes verursacht nur eine Zuckung des dazu gehörigen Kopfes, während das andere Schwanzstück vollkomenen in Ruhe bleibt. Auf feuchte Erde gebracht, gräbt sich das Thier sofort mit beiden Köpfen voraus ein, was freilich bedeutend langsamer geht, als beim normalen Regenwurm. Nach Verlauf von 2 Stunden ist das Thier vollständig in der Erde verschwunden.

Den Zeitpunkt, von welchem ab die beiden Köpfe die Funktion der Ernährung des Körpers zu übernehmen im Stande waren, konnte ich genau bestimmen. Am 5. März 1896 (also 50 Tage nach dem

Auftreten der ersten Kopfanlage) zeigten sich nämlich in dem bis dahin vollkommen leeren Darm beider Schwanzenden plötzlich Nahrungsballen, die anfangs nur klein und spärlich, weiterhin größer und zahlreicher wurden. Als ich später das Thier in Erde eingesetzt hatte, fand ich nach 3 Tagen reichliche Mengen von erdigem Koth auf der Oberfläche. Ich möchte bemerken, dass beide Köpfe zu gleicher Zeit zur Nahrungsaufnahme befähigt wurden, und dass der Darm beider Schwanzstücke reichlich Inhalt aufwies. Ob eine Darmverbindung der beiden Schwanzstücke besteht, wird sich aus der histologischen Untersuchung ergeben.

Die Leibeshöhlen beider Schwanzstücke kommuniciren mit einander.

Am 26. September 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand und bei guter Vereinigung konservirt. — Alter der Vereinigung also 9 Monate 24 Tage.

Wir haben hier ein merkwürdiges Doppelindividuum vor uns entstehen sehen, welches eine ausgeprägte nervöse Selbständigkeit der Einzelindividuen zeigt. Jedes Theilstück hat sich zu einem vollkommenen Thier ergänzt, ohne dass die durch die Transplantation hergestellte Vereinigung gelöst worden wäre, gewiss der beste Beweis für die Dauerhaftigkeit der Verwachsung.

Bei einer allgemeinen Würdigung dieser Fälle von Regeneration eines oder zweier Köpfe muss ich an die Ausführungen erinnern, die ich anlässlich des Auftretens von Regeneraten bei den Vereinigungen unter einem Drehungswinkel von 90° und 180° zu machen Gelegenheit hatte (cf. pag. 466). Ich wies darauf hin, dass das Vorkommen von Regeneraten bei solchen Vereinigungen, bei welchen eine Verbindung der Ganglienketten unmöglich erschien, ferner dass die konstante Lage der Regenerate an der Ventralseite einen großen Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration überhaupt in hohem Grade wahrscheinlich mache. Die Befunde, die sich bei den vorliegenden Versuchsthieren ergaben, sind geeignet die obige Annahme vollständig zu bestätigen. Auch hier beobachteten wir stets das Hervortreten der Regenerate an der Ventralseite resp., wie es in dem Fall des Thieres 285 war, den ununterbrochenen Übergang der Ventralseite des einen Theilstückes in die der Neubildung. Ferner kommt es auch bei den hier in Frage stehenden Vereinigungen selten zu einer funktionsfähigen Verbindung der Nervenketten. Tritt auch wirklich eine histologisch nachweisbare Nervenverbindung ein, so bedeutet diese immer noch keinen Ersatz der wichtigsten, um den

Schlund gelegenen Theile des Nervensystems, und dem regeneratorischen Bestreben, diese Theile zu ersetzen, ist mit dieser Verwachsung natürlich nicht Genüge geschehen; die Verhältnisse liegen also hier genau so, wie bei den Regenerationen an der Vereinigungsstelle von Theilstücken, die unter einem bestimmten Drehungswinkel vereinigt sind. Das Auftreten der Regenerate begünstigend wirkt der Umstand, dass es bei den Vereinigungen zweier Schwanzstücke häufig zu einer starken Entwickelung des »Narbengewebes« kommt. Wesshalb in manchen Fällen sich nur ein Kopf, in einem anderen Falle sich deren zwei entwickelten, vermag ich nicht zu erklären.

Weiterhin ist es auffällig, dass bei manchen Theilstücken, bei welchen eine Regeneration des abgeschnittenen Kopfendes in Folge der Transplantation nicht stattfinden konnte, einige Zeit nach der Vereinigung Schwanzregenerate auftreten, ohne dass ein Verlust von Segmenten vorhergegangen wäre. Ich habe über den Zusammenhang dieser Regenerationen mit der Unterdrückung der Kopfbildung keine weiteren Untersuchungen angestellt, möchte aber nicht unterlassen, auf diesen Umstand aufmerksam zu machen.

Diejenigen Transplantationen von Schwanzstücken, bei welchen die Regeneration eines Kopfes unterdrückt wurde, schienen mir außerordentlich günstige Verhältnisse für die Untersuchung der Frage zu bieten, ob der Regenwurmkörper zur Erzeugung von Heteromorphosen (Loeb [71]) befähigt sei. Nach den bedeutungsvollen Experimenten von Loeb an Hydroiden ist neuerdings von van Duyne (32) auch für niedere Würmer (Planarien) die Möglichkeit der Darstellung von Heteromorphosen dargethan worden. Dass der Fähigkeit, Heteromorphosen zu erzeugen, eine noch größere Verbreitung im Thierreich zukommt, als bis jetzt bekannt ist, steht wohl außer allem Zweifel. Es schien mir desshalb geboten, das zur Verfügung stehende Material auch nach dieser Richtung hin auszunutzen. — Ich entfernte bei einer Anzahl von gut vereinigten Schwanzstücken, die nach längerer Zeit eine Kopfneubildung an der Vereinigungsstelle nicht gezeigt hatten, mit der Schere die Schwanzenden bis zu einer Länge von 1 cm und beobachtete die in allen Fällen eintretende Regeneration. Bereits nach wenigen Tagen entstand eine neue Afteröffnung und im Verlauf von 2—4 Wochen trat ein viele Segmente umfassendes kleines Regenerat auf, welches schnell heranwuchs und in allen Fällen ein Afterende, niemals aber einen Kopf darstellte.

b. Vereinigung zweier aboraler Pole (Transplantation zweier Kopfstücke). (Fig. 11.)

Von meinen sämmtlichen Versuchen war die Vereinigung von Kopfstücken entschieden das Schwierigste. Trotz großer Bemühungen und trotz der Anwendung der allerverschiedensten Methoden bin ich nur zu einem kaum nennenswerthen Resultate gelangt. Im Ganzen wurden 113 Vereinigungen vorgenommen.

Zunächst versuchte ich die Theilstücke, bestehend aus der vorderen Körperhälfte eines Thieres, auf dem gewöhnlichen Wege durch Seidenligaturen in Kontakt zu halten, es zeigte sich indessen, dass auf diese Weise nicht zum Ziele zu gelangen war; sämmtliche Nähte rissen in Folge der aus einander gerichteten Bewegung der Theilstücke fast unmittelbar nach der Operation aus, wobei auch wohl als wesentlicher Faktor der Widerstand, den das feuchte Fließpapier den kriechenden Thieren bot, mitwirkte. — Nachdem eine Vereinigung unter Drehung der Theilstücke um 180°, sowie eine Verkürzung des einen Theilstückes sich als ebenso erfolglos erwiesen hatten, versuchte ich eine neue Methode:

Die Theilstücke wurden möglichst klein gewählt (vorderes Körperviertel), so dass die Vereinigungsstelle in den widerstandsfähigeren vorderen Theil des Hautmuskelschlauches fiel, und dann durch zwei bis vier »umschlungene Nähte«, wie sie bei gewissen chirurgischen Operationen zur Erzielung einer besonders guten Adaption der Wundränder im Gebrauch sind, verbunden. Als Aufenthaltsort diente den operirten Thieren eine sog. »feuchte Kammer«, die ich in einfachster Weise aus einem gewöhnlichen Wasserglas darstellte. Während bisher sämmtliche Thiere im Verlauf der ersten 2—3 Tage sich getrennt hatten resp. abgestorben waren, gelang es mir durch Anwendung der genannten Methode bei einem Thier (Versuch Nr. 55) die Verbindung der Theilstücke etwas länger zu erhalten. Am 18. November 1895 war das Thier operirt worden; bereits am 23. November hatten sich sämmtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut. Ein neuer Übelstand machte sich indessen bemerkbar: die Theilstücke fingen an in ihren aboralen Partien dicker und dicker zu werden, bis sie flaschenförmig aufgetrieben erschienen; zugleich nahm die Lebensenergie des Thieres immer mehr ab, bis es am 1. December (also nach 16 Tagen) zu Grunde ging. Die Sektion ergab, dass der Tod in Folge einer Darmruptur eingetreten war; reichliche Mengen von Nahrungsballen und

Flüssigkeit, die keinen Abgang nach außen zu finden vermocht hatten, befanden sich in dem zerrissenen Darm und frei in der Leibeshöhle.

Dieser Fall lehrte mich, dass der Darm vor der Operation zu entleeren sei und dass eine erneute Nahrungsaufnahme vermieden werden müsse. (Die Anlage einer Darmfistel missglückte stets, indem die Thiere abstarben.)

Um die beiden genannten Postulate zu erfüllen, dekapitirte ich die Thiere bis zum dritten resp. vierten Segment und hielt sie bis zur vollständigen Entleerung des Darmes in feuchtem Fließpapier. Erst dann wurde die Transplantation vorgenommen. Es gelang mir so bei einem Thier (Versuch Nr. 70; operirt am 6. December 1895) die Vereinigung der Theilstücke bis zum 9. Tage zu erhalten, ohne dass eine Auftreibung des Körpers zu bemerken gewesen wäre. Indessen fand eine einfache Trennung der Theilstücke am 15. December in Folge unbekannter Einflüsse statt.

Wenn auch viele Thiere das Abschneiden mehrerer Kopfsegmente in Verbindung mit der nachfolgenden Transplantation zu ertragen vermochten, so bildete die Dekapitation doch immer einen bedeutenden Eingriff in den Organismus des Wurmes, dem auch viele Exemplare erlagen und der keineswegs, bei der größeren Gefahr der Infektion, geeignet war, den Verlauf der Vereinigung günstig zu beeinflussen. Ich versuchte daher einen anderen Weg einzuschlagen und brachte die für die Transplantation bestimmten Thiere einige Tage vor der Operation in ein Gefäß mit feuchter Leinwand, indem ich voraussetzte, dass die Würmer nicht im Stande seien von derselben zu fressen. Diese Methode bewährte sich sehr gut. Nach Ablauf weniger Tage hatten die Würmer ihren Darm vollkommen entleert, ohne von Neuem Nahrung aufnehmen zu können.

Durch die Zusammenstellung der sich bis dahin am besten bewährenden Methoden: Entleerung des Darmes durch einen mehrtägigen Aufenthalt in feuchter Leinwand, die Wahl möglichst kleiner Theilstücke (erstes Viertel des Körpers), die Vereinigung durch die umschlungene Naht, endlich das Halten der operirten Thiere in feuchter Kammer — gelang es mir nach vielen fruchtlosen Bemühungen bei zwei von den 113 operirten Thieren (Versuch Nr. 152, 153) eine etwas längere Vereinigung zu erzielen.

Versuch Nr. 152. — 1 Thier. — Allolobophora terrestris, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. — Am 13. Juni zeigte das Thier eine Auftreibung der aboralen Enden der Theilstücke durch

Flüssigkeit (die Vereinigung ist gut), in Folge dessen wird das Thier am 15. Juni konservirt. — Alter der Vereinigung also 25 Tage.

Versuch Nr. 153 (Fig. 11). — 1 Thier — Allolobophora terrestris, mittelgroß, ohne Clitellum. — Operirt am 21. Mai 1896. — Am 26. Mai hatten sich sämmtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut.

Was die Bewegung des Thieres (Alter 28 Tage) anbelangt, so konnte ich Folgendes feststellen: Die Bewegungsrichtung der Theilstücke ist meist verschieden, selten kriechen dieselben einander parallel gelagert nach derselben Seite. Im letzteren Falle findet die Fortbewegung ohne Schwierigkeiten statt. Jede andere (nicht parallele) Bewegung der Theilstücke führt zu einer Streckung des ganzen Thieres und damit zu einer direkt entgegengerichteten Bewegung der Theilstücke. Vom oralen Ende derselben geht eine Verdünnungswelle bis zur Vereinigungsstelle und erlischt hier. Die der Verdünnungswelle folgende Verdickungswelle erreicht dagegen meist nicht die Vereinigungsstelle, sondern hört etwa in der Mitte des betr. Theilstückes auf, da durch die Last des anhängenden anderen Theilstückes oder in Folge von dessen Gegenzug eine Fortbewegung der Vereinigungsstelle nicht stattfinden kann. Eine Zeit lang befindet sich nun die der Vereinigungsstelle zunächst gelegene Partie des betr. Theilstückes im Zustand maximaler Streckung. Für gewöhnlich giebt nun dieses Theilstück den Versuch zur Vorwärtsbewegung auf und kontrahirt sich. Seltener wird durch starke Aktion der Längsmuskulatur unter äußerster Anstrengung doch ein Fortschreiten der Verdickungswelle bis zur Vereinigungsstelle erzwungen und so ein Fortziehen des anderen Theilstückes bewerkstelligt (falls das letztere nicht im selben Augenblick die gleiche Anstrengung macht). In solchen Fällen verläuft die Verdickungswelle aber nicht regelmäßig, sondern lässt den Körper missgestaltet und höckerig erscheinen. Selten entschließt sich ein Theilstück dazu, von einer Vorwärtsbewegung in seinem Sinne abzustehen und sich der Vorwärtsbewegung des anderen Stückes rückwärts kriechend anzuschließen (koordinirte Bewegung). — Reizungsversuche ergeben eine nervöse Selbständigkeit eines jeden Theilstückes.

Tod des Thieres am 27. Juli. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 6 Tage. Die Vereinigung erscheint gut, der Körper mäßig stark aufgetrieben.

Weiterhin möchte ich erwähnen, dass es mir gelungen ist auf dem Wege der Ringbildung aus zwei vereinigten Schwanzstücken

(Versuch Nr. 163) bezüglich der dauernden Vereinigung zweier aboraler Enden ein sehr befriedigendes Resultat zu erzielen. Es bestand hier die aborale Vereinigung 9 Monate 15 Tage. Näheres findet sich im folgenden Kapitel.

Aus diesen Befunden geht hervor, dass die Vereinigung zweier Kopfstücke zwar äußerst schwer zu bewerkstelligen, aber doch möglich ist, und zwar kommt es, wie mehrere Fälle beweisen, zu einer wirklichen Verwachsung. Eine dauernde Vereinigung, oder, besser gesagt, ein längeres Weiterexistiren des durch die Transplantation geschaffenen Individuums, wie wir es bei fast allen anderen Versuchen beobachten konnten, ist bei Kopfvereinigungen überhaupt nicht möglich. Da wir den Versuchsthieren jede Nahrung vorenthalten müssen, so erstreckt sich die Lebensdauer derselben nur auf diejenige Zeit, die ein Regenwurm überhaupt bei vollständiger Carenz (abgesehen von der Wasseraufnahme) zu leben vermag, und diese Zeit beträgt, wie wir oben gesehen haben, im günstigsten Falle ca. 1 Jahr. Indessen wird wohl schwerlich ein Versuchsthier bei dem höchst ungünstigen Aufenthalt in der feuchten Kammer es bis zu einem solchen Alter zu bringen vermögen, ganz abgesehen davon, dass auch in Folge zu reichlicher Flüssigkeitsaufnahme eine Darmruptur eintreten kann (cf. Versuch Nr. 152). Das Letztere gilt natürlich nicht für das Thier des Versuchs Nr. 163, welches von vorn herein in Fließpapier gehalten wurde.

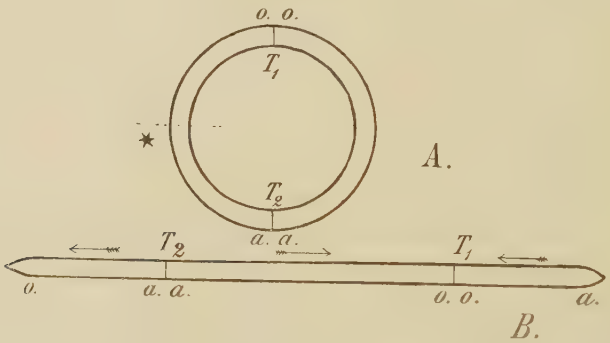
Anhangsweise möchte ich noch bemerken, dass ich auch die Vereinigung dreier Theilstücke mit ihren gleichnamigen Enden versucht habe, und zwar so, dass an der ersten Vereinigungsstelle die Verbindung zweier aboraler, an der zweiten diejenige zweier oraler Enden vorlag. In allen Fällen trennten sich die Thiere an der ersten Operationsstelle, während die zweite Vereinigung meist bestehen blieb. Wir hatten also nunmehr die einfache Vereinigung zweier Schwanzstücke, von denen das eine die ihm fehlende aborale Partie in kurzer Zeit regenerirte. (Versuch Nr. 120, 285.) Die fragliche Vereinigung dreier Theilstücke ist mir indessen doch auf indirekte Art gelungen (cf. folgendes Kapitel, Versuch Nr. 163).

c. Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken. (Fig. 12 *a*, *b*.)

Aus dem durch Verbindung zweier Schwanzstücke dargestellten Individuum versuchte ich in analoger Weise, wie bei nur einem Theilstück einen Ring zu bilden, in der Voraussetzung, dass es mir

vielleicht hier, wo eine Progressivbewegung und eine Nahrungsaufnahme unmöglich war, leichter gelingen würde, eine dauernde Vereinigung zweier aboralen Pole zu erzielen. Andererseits beabsichtigte ich den gebildeten Ring später in der Mitte zwischen beiden Operationsstellen aus einander zu schneiden, um so zu einem Thier, bestehend aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken zu gelangen, dessen Darstellung, wie im vorigen Abschnitt bemerkt, auf direktem Wege nicht gelungen war (Figur IX).

Fig. IX.



Schema zur Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken. *A* der Ring. T_1 Vereinigungsstelle der oralen Pole (*o o*). T_2 Vereinigungsstelle der aboralen Pole (*a a*). * Stelle, an welcher der Ring durchschnitten wurde, um das Thier *B* zu erhalten. Die Pfeile deuten die Bewegungsrichtungen des Thieres an. Die Buchstabenbezeichnung ist die gleiche wie bei *A*.

Bei der Anstellung der Versuche ergaben sich dieselben Schwierigkeiten, wie bei der Ringbildung aus einem Theilstück in noch viel höherem Maße. Die meisten Vereinigungen der aboralen Enden trennten sich noch während der Operation in Folge von Autotomie. Gelang es mir die Operation ohne Störung zu Ende zu führen, so machte das Thier, sobald es aus der Betäubung erwacht war, die heftigsten Bewegungen der verschiedensten Art, bis endlich in Folge der durch letztere bewirkten Zerrungen etc. die aborale Vereinigung sich löste. Oft blieben dabei mehrere von dem einen Ende abgestoßene Segmente auf der Wundfläche des andern haften, ohne indessen weiterzuleben. — Bei manchen Thieren versuchte ich erfolglos die aborale Vereinigung 3—4 mal.

Nach vielen vergeblichen Anstrengungen brachte ich endlich in einem Falle, und zwar bei einem Thier des Versuchs Nr. 163, die Darstellung eines Ringes zuwege.

Am 2. Juni 1896 wurden zwei der sechs ersten Segmente beraubten mittelgroße Exemplare von Allolobophora terrestris mit

ihren oralen Wundflächen in normaler Stellung vereinigt (I. Operation). Nachdem am 8. Juli die Nähte künstlich entfernt worden waren und die Vereinigung sich als gut erwiesen hatte, nahm ich am 10. Juli (also nach 38 Tagen) die II. Operation in der Weise vor, dass ich den Theilstücken die hintere Körperpartie bis zum 34. resp. 31. Segment der ursprünglich vollständigen Würmer entfernte und die so geschaffenen aboralen Wundflächen mittels vier umschlungener Nähte vereinigte (Fig. IX *A aa* und Fig. 12 *aa*). Der so gebildete Ring war im Verhältnis zu der ursprünglichen Größe der Schwanzstücke allerdings sehr klein geworden (er zählte im Ganzen 53 Segmente, und zwar bestand das eine Theilstück aus 28, das andere aus 25 Segmenten). Durch die Verlegung der II. Operationsstelle in den Vorderkörper erreichte ich es indessen, dass eine Trennung durch Autotomie nicht erfolgte.

Die Nähte stießen sich im Verlauf der ersten 8 Tage ab. Die Vereinigung der aboralen Pole erschien vorzüglich.

Am 11. August konnte ich an dem gut vereinigten Ring folgende physiologische Beobachtungen anstellen: meist liegt das Thier unbeweglich da. Reizt man das eine Theilstück mit der Nadel, so tritt bei ganz schwacher Berührung nur eine umschriebene Verdickung der Reizstelle auf. Bei mäßig starken Reizen zuckt gleichzeitig das gereizte, wie das ungereizte Theilstück. Dass die Zuckung des letzteren nicht sekundär als Folge der Zuckung des ersteren entsteht, geht daraus hervor, dass nach öfterer Reizapplikation das gereizte Stück gar nicht mehr, wohl aber das nicht gereizte Stück deutlich reagirte. Welche von den beiden Vereinigungsstellen die Reizübertragung vermittelte, oder ob vielleicht gar beide dazu im Stande waren, musste ich vorläufig dahingestellt sein lassen.

Die Bewegung nimmt meist von den vereinigten oralen Polen ihren Anfang, weniger oft von den aboralen. Im ersteren Falle erreichen die Wellen selten, im letzteren Falle fast stets die andere Vereinigungsstelle.

Die Kontraktionen der Theilstücke vollziehen sich meist gleichzeitig. Die Gestalt des Ringes erfährt bei diesen Bewegungsversuchen verschiedene Formveränderungen: beim Beginn der Verdünnungswelle bildet er ein Queroval, bei der Verdickungswelle ein Längsoval, um dann wieder zur runden Form zurückzukehren. Auch hier ruft die Verdünnungswelle in besonders deutlicher Weise eine passive Verdickung hervor. Die wirkliche Fortbewegung vom Orte ist trotz der lebhaften Kontraktionen äußerst gering. Legt man den

Ring auf die Dorsalseite, so findet sofort eine Achsendrehung des ganzen Ringes um 180° statt, so dass nunmehr wieder die Ventralseite der Unterlage anliegt, ein deutlicher Beweis für die in ausgeprägtem Maße entwickelte stereotropische Reizbarkeit (Loeb [69]) des Regenwurmkörpers.

Nachdem in dem beschriebenen Verhalten des Ringes keine weitere Änderung eintrat, durchschnitt ich denselben am 22. August in dem etwas längeren Theilstück dicht hinter dessen Muskelmagen, so dass ein aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken bestehendes Thier entstand (siehe Textfigur IX *B*), dessen zukünftiges Kopfstück aus neun Segmenten (dem 25. bis 34. Segment des normalen Wurmes), dessen Mittelstück aus 25 und dessen zukünftiges Endstück aus 19 Segmenten bestand. Bemerken möchte ich noch, dass bei diesem Thier an der oralen Vereinigungsstelle, wie schon a. a. O. bereits erwähnt, ein reichlich entwickeltes Narbengewebe bestand, welches bereits vor der Ringbildung entstanden war und jetzt ein normales Segment und zwei »compound metameres« (Morgan [76]) aufwies (cf. Fig. 12 *b*).

Die Wunden schlossen sich im Verlauf von wenigen Tagen und zeigten, wie ich vorweg bemerken will, aber bis zum 25. April 1897 noch keine Spur von Regeneration.

Nunmehr konnte ich mir auch über die Reizleitung der Vereinigungsstellen Aufschluss verschaffen. Es ergab sich, dass bei Reizung des Mittelstückes das Schwanzstück, und umgekehrt, reagirte, nicht aber das Kopfstück; das letztere war in Bezug auf eine Nervenverbindung also vollständig isolirt; während zwischen Mittelstück und Schwanzstück durch die orale Vereinigungsstelle hindurch eine Reizleitung bestand. Dieses ist also der zweite Fall, bei welchem eine funktionsfähige Verbindung der gleichnamigen Nervenenden zu Stande gekommen ist (cf. pag. 75).

An der Bewegung des Thieres betheiligen sich nur Mittel- und Schwanzstück, das Kopfstück verhält sich vollkommen passiv, oder seine Kontraktionen sind so schwach, dass es bei seiner Kleinheit auf die Gestaltung der Fortbewegung überhaupt nicht den geringsten Einfluss hat. Die Bewegung entspricht so genau derjenigen zweier vereinigten Schwanzstücke: es kommt zu einer Ausbiegung der oralen Vereinigungsstelle, und das ganze Thier bewegt sich in einer Richtung, die senkrecht auf der ursprünglich eine gerade Linie bildenden gemeinschaftlichen Längsachse steht.

Am 25. April 1897 erschien das Thier vollkommen lebensfrisch

und gut vereinigt, von einer Regeneration des Kopfes resp. Schwanzes ist noch keine Spur vorhanden. Reizungs- und Bewegungsversuche ergeben das gleiche Resultat, wie oben beschrieben. — Alter der oralen Vereinigung also 10 Monate 23 Tage, der aboralen Vereinigung 9 Monate 15 Tage. Am 1. Mai 1897 fand ich das Thier todt vor.

Dieser einzige Versuch hat uns Gelegenheit gegeben, mehrere interessante und wichtige Thatsachen zu konstatiren. Zunächst hat sich ergeben, dass es möglich ist, aus der Vereinigung zweier Schwanzstücke einen Ring darzustellen; zugleich erhielten wir einen werthvollen Beitrag zu dem Kapitel von der Vereinigung zweier aboralen Pole, die hier bis zu einem Alter von $9^1/_2$ Monaten beobachtet werden konnte. Endlich gelang uns die Darstellung eines Thieres aus drei mit ihren gleichnamigen Polen vereinigten Theilstücken; das letztgenannte Resultat würde allerdings erst dann vollständig sein, wenn eine Neubildung von Mund und After eingetreten wäre.

Zum Schluss möchte ich noch darauf aufmerksam machen, dass das vorliegende Versuchsthier seit 10 Monaten 23 Tagen jeder Nahrung entbehrt hat, gewiss ein weiterer Beweis für die Lebenszähigkeit der Regenwürmer.

3. Pfropfung von Theilstücken in senkrechter Stellung zur Längsachse eines anderen vollständigen Individuums.

Die in diesem Kapitel zu beschreibenden Versuche liefern die auffälligsten und sonderbarsten Formen der Transplantation, Monstrositäten, deren landläufige Bezeichnung »gegabelte Thiere« nicht unzutreffend ihren allgemeinen Habitus kennzeichnet. Besonderes Interesse besitzt diese Versuchsreihe auch desshalb, weil in der freien Natur gelegentlich Missbildungen gefunden werden, die eine große Ähnlichkeit mit den von mir künstlich dargestellten Formen zeigen. Auf jene in der freien Natur vorkommenden Missbildungen werde ich am Schlusse dieses Kapitels etwas näher einzugehen haben.

Die Zahl der auf diese Reihe entfallenden Versuche ist 61. Ich theile dieselben in zwei Hauptgruppen ein, je nachdem das transplantirte Theilstück ein Kopf- oder Schwanzstück darstellt. Innerhalb dieser beiden Gruppen ist, abgesehen von homo- und heteroplastischer Transplantation, von besonderer Bedeutung die Orientirung des transplantirten Kopf- oder Schwanzstückes gegenüber dem vollständigen Individuum. Der Kürze halber bezeichne ich letzteres als »Hauptstück«, erstere als »Seitenstücke«.

Die specielle Technik dieser Versuche war kurz folgendermaßen: das Seitenstück wurde einem Wurm entnommen, der etwas kleiner war als das Hauptstück, um bei letzterem die Anlage einer verhältnismäßig großen Wunde zu vermeiden. Letztere wurde am betäubten Wurm in der Weise angelegt, dass mittels einer spitzen, gut fassenden Pincette eine kleine Falte des Hautmuskelschlauches gebildet wurde, die dann mit der Schere einfach abzuschneiden war. Auf diese Weise erhielt ich eine länglich runde Öffnung mit glatten Rändern. Sollte auch eine entsprechende Wunde des Darmes angelegt werden, so verfuhr ich bei diesem Organ in analoger Weise. Bei ventral resp. dorsal anzulegender Darmwunde wurden so die gewünschten Excisionen an den Blutgefäßen und dem Bauchstrang von selbst bewirkt. Um Autotomie an der Wundstelle zu verhindern, verlegte ich letztere stets in das vordere Körperdrittel. Ebenso fiel die quere Schnittfläche des Seitenstückes stets in das erste Körperdrittel des betr. Thieres. Die Befestigung des Seitenstückes auf der Wunde des Hauptstückes geschah durch 4—6 Seidenligaturen. Bei Transplantation von Schwanzstücken wurden die Versuchsthiere, wie gewöhnlich in Fließpapier, bei Versuchen mit Kopfstücken hingegen in feuchter Kammer gehalten.

a. Transplantation eines Schwanzstückes.

Ich führe diese Gruppe desshalb als erste an, weil sie die meisten gelungenen Versuche umfasst und weil, bei der geringeren Schwierigkeit eine Verwachsung zu erzielen, eine große Vielgestaltigkeit der Versuche ermöglicht werden konnte.

α. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). (Fig. 16.)

Diese Art von Transplantation wurde sowohl bei einfachen Hautmuskelschlauchwunden, wie auch bei Komplikationen der letzteren mit entsprechenden Darmwunden mit Erfolg versucht. Vereinigungen in normaler Orientirung der Körper zu einander gelangen leichter als Pfropfungen unter Drehung des Seitenstückes um 180°. Mehrere gut gelungene heteroplastische Transplantationen sind hier noch zu erwähnen, und zwar handelte es sich in allen Fällen der Heteroplastik um Vereinigungen von Lumbricus rubellus als Hauptstück und Allolobophora terrestris als Seitenstück. Drei Thiere davon lebten über 2 Monate.

Betrachten wir zunächst Transplantationen ohne Verletzung der inneren Organe des Hauptstückes und bei normaler Orientirung der Stücke zu einander.

Im Verlauf der ersten 5 Tage stoßen sich die Nähte in der Mehrzahl der Fälle ab. Die longitudinalen Organe des Hauptstückes sind in ihrer Funktion durchaus nicht beeinträchtigt; nur bei der Lokomotion machen sich Störungen geltend, die z. Th. auf die Verwundung, dann aber auch auf die Behinderung des Hauptstückes durch das anhängende Seitenstück zurückzuführen sind. Was das letztere anbetrifft, so entleert sich sein Darm innerhalb der ersten beiden Tage nach der Operation vollständig, ohne natürlich später wieder gefüllt zu werden. In einigen Fällen wurde beobachtet, dass am Schwanzende des Seitenstückes sich successive mehrere Segmentkomplexe abstießen (Autotomie), ohne dass eine Störung im Wohlbefinden des Stückes eingetreten wäre. Eine Afteröffnung bildete sich bald wieder, auch wenn Darminhalt nicht mehr vorhanden war.

Bei einem Versuchsthier begann nach Ablauf von 4 Wochen das Seitenstück dicker und dicker zu werden, während es zugleich in Folge Abnahme des Pigmentes ein glasartig durchsichtiges Aussehen annahm. Wie ich mich durch einfache äußere Besichtigung überzeugen konnte, war der Darm leer und collabirt. Die Leibeshöhle erschien dagegen mit Perivisceralflüssigkeit stark gefüllt. Im Übrigen zeigte das Seitenstück eine normale Beweglichkeit und Reizbarkeit. Nach Ablauf von 3 Monaten wurde das Thier konservirt, ohne dass bis dahin eine Änderung in dem oben beschriebenen Befund eingetreten wäre. Offenbar hatten wir es hier mit einem pathologischen Zustand zu thun, für den ich eine Erklärung nicht zu geben vermag.

Über die Art und Weise der Fortbewegung konnte ich bei mehreren 2 Monate alten Thieren Folgendes feststellen:

Im Allgemeinen besteht eine Koordination der Bewegung beider Stücke, das heißt: das Seitenstück schließt sich, durch das Hauptstück angeregt, in der Richtung seiner Bewegung letzterem an. Natürlich kann bei der Lokomotion die Stellung des Seitenstückes senkrecht zum Hauptstück nicht beibehalten werden, vielmehr wird beim Fortschreiten der Bewegung die Stellung des Seitenstückes derart verändert, dass seine Längsachse mit der Richtung der Bewegung und so mit der Längsachse des Hauptstückes möglichst zusammenfällt (Fig. 16). Die Folge dieser Verschiebung ist 1) eine Aneinanderlagerung der beiden Hinterkörper, und 2) eine Einknickung des Hauptthieres an der Vereinigungsstelle. Da nur diese Gestaltung des Versuchsthieres die Möglichkeit einer Fortbewegung im Fließ-

papier resp. in der Erde gewährt, so wird sie fast dauernd beibehalten und nur dann geändert, wenn das Seitenstück in Folge von irgend welchen Reizen autonome Bewegungen ausführt. Durch die Wirkung der »funktionellen Anpassung« (Roux [88]) hat die Vereinigungsstelle bereits nach 2 Monaten eine Konfiguration angenommen, wie sie im Vorstehenden für die Fortbewegung beschrieben wurde.

Beobachtet man bei der Fortbewegung die Aktion des Hautmuskelschlauches, so ist festzustellen, dass die Verdickungswelle des Hauptthieres die Operationsstelle vollständig passirt und auf den Hinterkörper des Hauptstückes sich fortsetzt. Die Verdünnungswelle passirt dagegen nur theilweise die Vereinigungsstelle. Man beobachtet nämlich nur auf der dem gepfropften Seitenstück gegenüberliegenden Körperseite eine schwache Kontraktion der Ringmuskulatur, die aber nicht ausreichend ist, eine ausgiebige aktive Verdünnung der operirten Metameren herbeizuführen. Die Vereinigungsstelle erscheint so als undeutlicher Wulst und in Folge der einseitigen Muskelwirkung nach der gesunden Seite hin ausgebogen. Dieser Befund stimmt mit den Beobachtungen überein, welche ich bei einfachen Defekten des Hautmuskelschlauches zu machen Gelegenheit hatte.

Auf das Seitenstück setzen sich die Kontraktionswellen des Hauptstückes nicht fort. Der Anstoß zur Progressivbewegung des ersteren wird durch eine von dem Hauptstück aus bewirkte passive Verdünnung seiner ersten Segmente gegeben, die ihrerseits wieder reflektorisch eine aktive Verdickung auslöst etc. Es verhält sich also das Seitenstück vollständig wie jedes Schwanzstück, welches mit seinem Kopfstück in keiner nervösen Verbindung steht.

Reizversuche ergeben stets nur eine Reaktion des direkt vom Reiz getroffenen Stückes, woraus man schließen muss, dass keinerlei Verbindung der Ganglienketten beider Stücke besteht. Auf starke Reize antwortet das Seitenstück durch schlagende und windende Bewegungen, wodurch sekundär das Hauptstück ebenfalls zu Bewegungen veranlasst werden kann.

Werfen wir jetzt einen Blick auf das Verhalten der Segmentgrenzen, also der Segmentirung überhaupt, wie es an der Vereinigungsstelle bei seitlichen Pfropfungen sich bemerkbar macht. Bei jungen Transplantationsstadien verbindet ein unsegmentirtes Regenerationsgewebe die vereinigten Stücke. Beim Älterwerden der Versuchsthiere kommt es allmählich zur Segmentirung dieses Verbindungs-

gewebes, und bei 2—3 Monaten alten Thieren konstatirt man, dass die Segmentgrenzen der beiden Stücke an deren Vereinigungsstelle in mehr oder weniger großer Vollständigkeit in einander übergehen. Transplantationen mit genau senkrechter Stellung der Stücke zu einander gestatten natürlich eine derartige Verschmelzung der Segmente in äußerst geringem Maße; charakteristisch für diese genau senkrechten Transplantationen ist die Verschmelzung dreier Segmentgrenzen zu einem dreispitzigen Kreuz (Fig. X). Wurde ein Seitenstück mit schiefer Schnittfläche transplantirt (das natürlich von vorn

Fig. X.

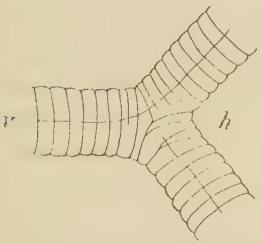


Fig. XI.

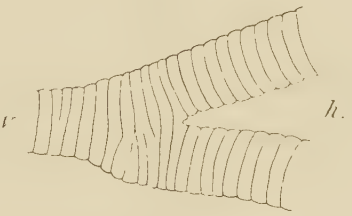


Fig. X. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle bei senkrechter Einpflanzung des Seitenstückes.

Fig. XI. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene). Verhalten der Segmentgrenzen an der Vereinigungsstelle bei schiefer Einpflanzung des Seitenstückes.

herein einen spitzen Winkel mit dem Hinterkörper des Hauptstückes bilden musste), so tritt eine Verschmelzung der Grenzen fast sämmtlicher Segmente der Transplantationsstelle ein. Segmentanomalien sind dabei sehr häufig (Fig. XI).

Was die seitlichen Transplantationen mit Verletzung des Darmes des Hauptstückes anbelangt, so sind die äußeren Verhältnisse im Allgemeinen dieselben, wie sie im Vorstehenden für die Pfropfung in eine einfache Hautmuskelschlauchwunde geschildert wurden.

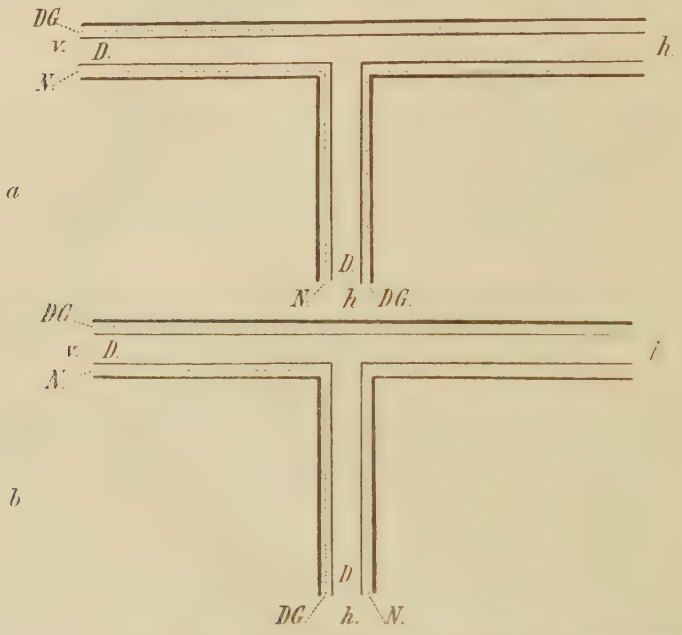
Zunächst entleert sich im Verlauf von etwa 2 Tagen der Darm des Seitenstückes vollständig, worauf nach ungefähr einer Woche wieder Inhalt in demselben auftritt.

Eine funktionsfähige Kommunikation beider Darmlumina ist somit sicher festgestellt. In dem hinter der Operationsstelle gelegenen Darmabschnitt des Hauptstückes ist stets Inhalt nachweisbar, ebenso finden sich stets abgesetzte Fließpapierballen, — Thatsachen, die dafür sprechen, dass der Darm des Hauptstückes durch die Operation keine bemerkenswerthe Funktionsstörung erlitten hat.

β. Ventrale und dorsale Pfropfung (Gabelung in der Sagittalebene).

Nachdem ich mich durch die zeitlich vorausgegangenen seitlichen Pfropfungen von der Möglichkeit dieser Art von Transplantation überzeugt hatte, war es mir darum zu thun, eine Verbindung der inneren Organsysteme beider Stücke nach Möglichkeit herzustellen (was mir bei den seitlichen Pfropfungen nur für den Darm gelungen war), um so eine größere innere Einheitlichkeit des durch die Transplantation dargestellten Individuums anzubahnen.

Fig. XII.



Schemata zur Veranschaulichung des Verhaltens der einzelnen longitudinalen Organsysteme bei ventralen Pfropfungen. *D* Darm. *N* Nervensystem. *DG* Dorsalgefäß. *v* vorn. *h* hinten. Näheres siehe im Text.

Bezüglich des Nerven- und Blutgefäßsystems mussten ventrale und dorsale Transplantationen zweifellos gute Resultate liefern. Durch die verschiedene Orientirung des Seitenstückes zum Hauptstück konnten ferner die Versuche in interessanter Weise doppelseitig gestaltet werden. Orientirte ich z. B. das Seitenstück zum Hauptstück so, dass die Ventralseite des ersteren nach dem Oralende des letzteren gerichtet war (Fig. XII *a*), so lagen die Ganglienketten der vorderen Abtheilung des Hauptstückes und des Seitenstückes derart genähert, dass eine eventuelle Vereinigung dieser

Theile ermöglicht war. — Pfropfte ich das Seitenstück in umgekehrter Weise so, dass seine Ventralseite nach rückwärts gekehrt war (Figur XII *b*), so konnte eine eventuelle nervöse Verbindung zwischen Hinterkörper des Hauptstückes und Seitenstück erfolgen. Im ersteren Falle vereinigten sich also ungleichnamige Pole der Ganglienketten, im letzteren gleichnamige Pole. In der vorbeschriebenen Art und Weise wurden die Versuche dieser Reihe denn auch angestellt.

Die Schwierigkeit, eine Verwachsung der Stücke zu erzielen, war besonders bei den ventralen Transplantationen sehr groß. Die meisten Versuchsthiere trennten sich im Verlaufe von 24 Stunden oder nach einigen Tagen, wohl desshalb, weil beim Kriechen die an der Ventralseite gelegene Transplantationsstelle den meisten Insulten ausgesetzt war. Ich habe bis jetzt so nur vier wirkliche Verwachsungen der Stücke erhalten, von denen nur zwei die gewünschte nervöse Verbindung, und zwar die der ungleichnamigen Pole der Ganglienketten, besitzen. Etwas günstiger gestaltete sich das Gelingen der dorsalen Transplantationen, immerhin stehen mir von dieser Gruppe auch nur wenige Exemplare zur Verfügung.

Betrachten wir hier zunächst einen Fall der ventralen Transplantation, bei welchem eine vollständige Vereinigung der ungleichnamigen Pole der Ganglienketten zweifellos besteht, an der Hand des Tagebuches (Versuch Nr. 243):

Am 25. September 1896 wurde die Operation in der Weise vorgenommen, dass dem Hauptstück nach Anlage einer ventralen Hautmuskelschlauch- und Darmwunde mit Excision eines entsprechenden Stückes des Bauchmarkes und der ventralen Gefäßstämme, das Seitenstück, mit seiner Ventralseite nach vorn orientirt, aufgepfropft wurde. Beide Stücke gehören der Species Lumbricus rubellus an.

Am 30. September sind sämmtliche Nähte abgestoßen. Die Vereinigung erscheint gut. Der Darm des Seitenstückes ist leer, der des Hauptstückes enthält hinter der Vereinigungsstelle einige Fließpapierballen, während er vor derselben stärker gefüllt erscheint. Das dorsale Blutgefäß des Hauptstückes zeigt normale Pulsation, das des Seitenstückes verliert sich in einem Blutsinus. Die Stellung der Stücke beim Kriechen ist verschieden. Niemals aber behält das Seitenstück seine Lage ventral vom Hauptstück bei, vielmehr dreht sich das Hauptstück in der Gegend der Vereinigungsstelle um 90°, so dass das Seitenstück rechts oder links zu liegen kommt. Der Körper des Seitenstückes selbst muss nun mit seinen lateralen

Partien die Unterlage berühren. Diese der stereotropischen Reizbarkeit des Wurmkörpers widerstreitende Lage wird indessen sofort durch eine Drehung des Seitenstückes um 90° nahe der Vereinigungsstelle derartig berichtigt, dass nunmehr die Ventralseite nach unten gekehrt ist.

Die Lokomotion selbst ist sehr erschwert dadurch, dass die beiden Schwanzstücke sich fast gar nicht an der Bewegung betheiligen. Ihre ersten Segmente werden durch das kräftig vorwärts strebende Kopfstück passiv gedehnt, worauf eine schwache reflektorische Verdickung folgt. Die so ausgelösten Kontraktionswellen beider Schwanzstücke sind schwach und erlöschen bald, ohne deren äußerste Schwanzspitze zu erreichen. Jedenfalls tragen diese schwachen Kontraktionswellen so gut wie gar nichts zur eigentlichen Fortbewegung bei, und die beiden Schwanzstücke werden so unter großer Kraftanstrengung seitens des Kopfstückes von diesem mit fortgezogen.

Bei Reizung des einen oder andern Schwanzstückes reagirt stets nur das direkt gereizte Stück, während der übrige Körper des Versuchsthieres in vollkommener Ruhe verharrt.

Am 8. Oktober ist der Darm beider Schwanzstücke mit zahlreichen Fließpapierballen erfüllt, auch sind Fließpapierballen in reichlicher Menge abgesetzt worden. Der Darm ist also nach beiden Richtungen hin funktionsfähig. Die Lokomotion erfolgt noch in derselben Weise, wie am 30. September beschrieben. Reizungsversuche ergeben dasselbe Resultat.

Am 10. November ist eine bedeutende und wichtige Veränderung in der Art und Weise des bisher so sehr erschwerten Kriechens eingetreten. Die Lagerung der Stücke zu einander und zur Unterlage ist noch dieselbe wie am 30. September. Das Seitenstück wird aber nicht mehr nachgezogen, sondern betheiligt sich aktiv an der Fortbewegung, wogegen das Schwanzende des Hauptstückes dieselbe Indifferenz beim Kriechen zeigt, wie bisher. Sehr schön ist zu sehen, wie die Kontraktionswellen des Kopfstückes auf das Seitenstück direkt sich fortsetzen: Die den Körper der ersteren entlang laufende Verdünnungswelle hat noch kaum die Vereinigungsstelle erreicht, so sehen wir auch schon in den ersten Segmenten des Seitenstückes eine kräftige aktive Verdünnung auftreten, als Fortsetzung der aktiven Verdünnungswelle des Kopfstückes; eine ebenfalls vom Kopfstück überspringende aktive Verdickung folgt sofort. Da die Kraftrichtung dieser Verdünnungswelle entsprechend

der Insertion des Seitenstückes am Hauptstück senkrecht auf das letztere einwirkt, so findet mit jeder auf das Seitenstück überspringenden Verdünnungswelle eine nicht unerhebliche passive Ausbiegung des Hauptstückes an der Vereinigungsstelle nach der gesunden Seite hin statt. Gegenüber dieser kräftigen Betheiligung des Seitenstückes an der Lokomotion fällt die Indifferenz des hinteren Körperabschnittes des Hauptstückes um so deutlicher in die Augen. Während die Verdünnungswelle die Vereinigungsstelle passirt und auf das Seitenstück übergeht, bleibt jener hintere Theil des Hauptstückes noch völlig in Ruhe; erst dann, wenn durch die folgende Verdickungswelle des Vorderkörpers ein »Längszug« auf den Schwanzabschnitt ausgeübt wird, tritt eine passive Verdünnung des letzteren ein, die reflektorisch eine aktive Verdickung auslöst. Nicht im entferntesten erreicht aber diese passive Dehnung die Stärke, wie die entsprechende aktive Verdünnung des Seitenstückes. Gerade dieser Befund ist geeignet uns an ein und demselben Individuum die Bedeutung der nervösen Verbindung zweier Theilstücke einerseits, und der Unterbrechung der Nervenkontinuität desselben Thieres andererseits für die Lokomotion deutlich vor Augen zu führen.

Bei Reizversuchen lässt sich Folgendes feststellen: Schwache Reizung des Kopfabschnittes bewirkt eine primäre Zuckung des äußersten Schwanzendes des Seitenstückes im Augenblick der Reizapplikation, während der mittlere Theil der vom Reiz durchlaufenen Strecke des Körpers, sowie der Hinterkörper des Hauptstückes, vollkommen in Ruhe bleibt. Umgekehrt kann man bei Reizung des Seitenstückes eine primäre Zuckung des Kopfabschnittes des Hauptstückes bewirken. Letzterer Versuch ist indessen nicht so klar, weil der Kopfabschnitt des Hauptstückes meist nicht einfach zuckt, sondern sich in toto bewegt und Fluchtbewegungen macht. Starke Reize, sowohl am Kopfende des Hauptstückes, wie auch am Seitenstück applicirt, rufen kräftige Fluchtbewegungen des Seitenstückes nach rückwärts resp. solche des Kopfstückes nach vorwärts hervor. Bei allen diesen Reizversuchen bleibt der Schwanzabschnitt des Hauptstückes in Ruhe, nur bei starken Fluchtbewegungen nach vorwärts zeigt er die oben beschriebene Koordination der Bewegung mit der des Vorderkörpers. Fluchtbewegungen des Seitenstückes nach rückwärts vermögen nicht die geringste Wirkung auf den Schwanzabschnitt des Hauptstückes auszuüben, er wird einfach ohne eine Spur von Bewegung nachgezogen. Reizt man den Schwanzabschnitt des Hauptstückes schwach, so antwortet er durch Zuckung; die

übrigen Theile des Versuchsthieres werden dabei nicht im mindesten in irgend welche Aktion versetzt. Starke Reize rufen schlagende und windende Bewegungen hervor, wodurch sekundär auch andere Körpertheile zu Fluchtbewegungen veranlasst werden können. Am 22. November 1896 wurde das Thier konservirt.

Aus diesen Beobachtungen lässt sich, auch ohne mikroskopische Untersuchung, mit positiver Sicherheit der Schluss ziehen, dass eine nervöse Verbindung zwischen Vorderabschnitt des Hauptstückes und dem Seitenstück besteht, während der hintere Abschnitt des Hauptstückes jeder Nervenverbindung mit dem übrigen Körper entbehrt. Ob auch eine Kommunikation der entsprechenden ventralen Gefäßstämme vorliegt, lässt sich makroskopisch nicht feststellen. Diesen Punkt, sowie die Frage nach der Gestaltung der inneren Organisation dieses interessanten Individuums überhaupt, wird die histologische Untersuchung aufzuklären haben.

Wir haben hier, so weit die vorliegenden Beobachtungen einen Schluss erlauben, den merkwürdigen Fall eines Doppelindividuums, bei welchem zwei wichtige Organsysteme des Vorderkörpers in je zwei verschiedene Hinterkörper sich fortsetzen: das Nervensystem des Vorderkörpers steht mit dem einen, das Blutgefäßsystem (Rückengefäß) mit dem andern Hinterstück in Kommunikation. Der Darm des Vorderkörpers setzt sich in beide Hinterkörper fort.

Nicht unerwähnt bleiben darf die große Übereinstimmung dieses Versuchsthieres mit den doppelschwänzigen Individuen von Podarke obscura, die Andrews (3) beschrieben hat. Auf die erwähnten Missbildungen werde ich unten näher einzugehen haben.

Wie bereits oben bemerkt, trennten sich die vereinigten Theilstücke bei ventralen Transplantationen in sehr vielen Fällen. Mehrere der so erlangten freien »Hauptstücke« hielt ich noch einige Zeit mit den noch vereinigten Thieren desselben Versuches zusammen, in der Absicht etwas Näheres über die Heilung der ziemlich großen Wunde zu erfahren. Diese Thiere entsprachen so vollständig den Friedlaender'schen »Würmern mit Bauchmarklücke«, von denen sie sich nur durch eine größere Wunde des Hautmuskelschlauches und einer Komplikation mit einer Darm- und Gefäßwunde unterscheiden. Die Wunden schlossen sich ausnahmslos in den ersten Tagen, ebenso ging die weitere Verheilung gut von statten. Die Funktion des Darmes stellte sich nach 3—4 Tagen wieder her. Friedlaender (43) hält dagegen derartige Verwundungen für sehr schwer heilbar. »Unbedingt aber«, sagt dieser Forscher, »muss eine Verletzung des

Darmes vermieden werden; denn nach einigen Erfahrungen bin ich zu der Ansicht gelangt, dass die Verwundung des Darmes kaum jemals, vielleicht auch wirklich niemals zuheilt; ich pflegte die Würmer, bei denen ich den Darm aus Versehen angeschnitten hatte, einfach als misslungen anzusehen, fortzuwerfen oder zu histologischen Untersuchungen zu verwenden.«

Da gegenüber der citirten Ansicht FRIEDLAENDER's meine Beobachtungen an solchen Wunden, die bereits mehrere Tage durch Transplantation geschlossen gewesen waren, nicht einwandsfrei erschienen, so operirte ich eine Anzahl von neuen Würmern an der Ventralseite in derselben Weise, wie die zu meinen Transplantationsversuchen benutzten Hauptstücke. Aber auch hier ging die Wundheilung in den meisten Fällen gut von statten, ebenso stellte sich die Funktionsfähigkeit des Darmes nach 4—6 Tagen wieder her.

Einmal im Besitz derartig operirter Thiere, nahm ich auch die mir gebotene Gelegenheit wahr, einige der von FRIEDLAENDER im Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 58 (43) beschriebenen interessanten Beobachtungen nachzuprüfen. Ich beschränkte mich dabei nicht auf die in der angegebenen Weise für die anzustellenden Versuche ziemlich roh operirten Würmer, vielmehr wurden auch nach den Angaben FRIEDLAENDER's eine Anzahl Thiere präparirt.

Die wesentlichsten Ergebnisse FRIEDLAENDER's, auf die meine Untersuchungen sich beschränkten und die auch besondere Bedeutung für eine Reihe von meinen Transplantationsversuchen besitzen, sind folgende:

Am ruhenden Wurm mit Bauchmarklücke ist nichts Abnormes zu bemerken. Beim Kriechen ist die Koordination der Bewegung nicht gestört. Die bauchmarklosen Segmente treten als Wulst hervor. Ferner »kann man sagen, dass zwar die Verdickungswelle, aber nicht die Verdünnungswelle den bauchmarklosen Abschnitt überspringt«. »Besondere Reize« können die Koordination der Bewegung aufheben. Die »Zuckbewegung« überspringt die bauchmarklose Stelle nicht.

Mit diesen Ergebnissen FRIEDLAENDER's stehen meine Beobachtungen im Allgemeinen völlig in Einklang; nur die Angabe, dass die Verdickungswelle die bauchmarklosen Segmente »überspringe«, kann ich nicht bestätigen. Ich habe diesen Punkt bereits oben (pag. 26) des Näheren erörtert.

Dorsale Transplantation. Wie bereits oben erwähnt, gelingen diese Versuche nicht schwer. Der Darm tritt auch hier nach beiden Schwanzstücken hin in Funktion, wie es oben für die ventralen und seitlichen Pfropfungen angegeben wurde.

Bei der Bewegung wird das dorsale Seitenstück zum Theil nachgezogen, es betheiligt sich nur mit schwachen Kontraktionen an der Fortbewegung und das um so mehr, als es ja mit seiner Vorderpartie vom Hauptstück direkt getragen wird, während es mit seiner hinteren Partie dem letzteren seitlich angelagert ist. Das Hauptstück erscheint an der Vereinigungsstelle nach der Seite, an der das Seitenstück liegt, gedreht. Reizungsversuche ergeben eine völlige nervöse Isolirung des letzteren gegenüber dem Hauptstück.

Nach Ablauf von 3—4 Wochen tritt eine funktionsfähige Kommunikation der Rückengefäße ein, so dass die Blutwelle des Seitenstückes direkt sich in den Vorderkörper des Hauptstückes fortsetzt.

Dorsale Transplantationen mit umgekehrter Orientirung des Seitenstückes wurden nicht ausgeführt.

b. Transplantation eines Kopfstückes (Fig. 17).

Ungleich viel schwerer als die Schwanzpfropfungen sind Transplantationen von Kopfstücken zu bewerkstelligen. Wir stoßen hier auf dieselben Übelstände, wie bei der einfachen Vereinigung von zwei Kopfstücken. Mechanische Zerreißung der Vereinigung durch eine Bewegung nach verschiedenen Richtungen oder Trennung in Folge von Autotomie kommen so häufig vor, dass nur wenige Versuche gelingen. Um ein möglichst gutes Zusammenhalten zu erzielen, wurden die Operationsstellen der Theilstücke in die vordere Körperregion verlegt, wo die Widerstandsfähigkeit des Hautmuskelschlauches am größten ist, und dann sechs bis acht Seidenligaturen angelegt. Die operirten Thiere wurden in feuchter Kammer gehalten. Trotz dieser Vorsichtsmaßregeln konnten Gabelungen in der Sagittalebene überhaupt nicht dargestellt werden; nur bei zwei seitlichen Transplantationen gelang es eine Verwachsung zu erzielen (Versuch Nr. 181; operirt am 25. Juni 1896) Fig. 17). Bei diesen Thieren handelte es sich um eine Pfropfung des Seitenstückes in normaler Stellung in eine einfache Hautmuskelschlauchwunde, und zwar war die eine Vereinigung homoplastisch (Lumbricus rubellus), die andere heteroplastisch (Lumbricus rubellus als Hauptstück — Allolobophora terrestris als Seitenstück).

Bereits am 30. Juni, also nach 5 Tagen, hatten sich in beiden Fällen sämmtliche Nähte abgestoßen.

Was die Bewegung anbetrifft, so versuchten die beiden Kopfstücke andauernd in verschiedenen Richtungen sich von einander zu entfernen (Fig. 17); starke Zerrungen an der Vereinigungsstelle waren dabei unvermeidlich. Meist gelang es indessen dem Hauptstück, als dem stärkeren in seiner Bewegung, das Übergewicht zu gewinnen; das Seitenstück wurde dann, unter fortwährenden seitlichen Fluchtversuchen seinerseits einfach mit fortgezogen, ohne sich indessen in irgend einer Weise an die Bewegung des Hauptstückes anzuschließen. Von einer Koordination der Bewegung bei solchen Versuchsthieren konnte natürlich keine Rede sein. Reizungsversuche zeigten, dass eine nervöse Verbindung beider Stücke in keiner Weise bestand.

Eine Veränderung in dem beschriebenen Verhalten fand auch weiterhin nicht statt.

Die Segmentirung an der Vereinigungsstelle zeigte bei dem einen Thier nach Ablauf von zwei Monaten dieselbe Konfiguration, wie ich sie bereits oben für genaue senkrechte Transplantation von Schwanzstücken beschrieben habe (cf. pag. 97).

Die Lebensdauer der beiden Versuchsthiere konnte, da Nahrung wegen der fehlenden Darmverbindung nicht gereicht werden durfte, und ferner bei dem nicht sehr günstigen Aufenthalt in der feuchten Kammer nur eine beschränkte sein. Es gelang mir indessen doch das eine Thier bis zum 15. August 1896 (also 51 Tage), das andere bis zum 3. September (also 2 Monate 9 Tage) am Leben zu erhalten. Dann starben beide.

Anhang: Doppelmissbildungen bei Lumbriciden.

Doppelbildungen, wie man sie experimentell durch Pfropfung erzeugen kann und wie sie nicht selten unbeabsichtigter Weise bei bestimmten Vereinigungen auftreten, finden sich auch in der freien Natur, und zwar bei Oligochäten sowohl als auch bei Polychäten. Im Laufe der Zeit ist eine Anzahl von meist gelegentlichen Beobachtungen solcher Missbildungen veröffentlicht worden. Es gehören hierher die Arbeiten und Mittheilungen von Bonnet (15), Grube (51), Robertson (85), Claparède (24), Langerhans (64), Zeppelin (101), Bülow (17), Horst (56), Bell (8), F. Schmidt (89), Broom (14), Vejdovský (94), Marsh (72), Collin (26), Andrews (2, 3), Ritter (84), Cori (28), Williamson (100).

Im Allgemeinen geht aus diesen Angaben hervor, dass »gegabelte« Thiere ziemlich selten vorkommen. Eine Ausnahme scheinen nach einer neueren Arbeit ANDREWS' (3) gewisse Familien der Polychäten zu machen; so fand ANDREWS (3) einmal unter 1500 Exemplaren von Podarke obscura 15, ein anderes Mal unter ca. 100 Exemplaren derselben Art sechs Thiere mit Doppelbildung des hintern Körperabschnittes.

Die beiden in derselben Arbeit von ANDREWS beschriebenen Bifurkationen des Hinterendes von Allolobophora foetida fanden sich der eine unter 480, der andere unter 560 gesammelten Exemplaren.

Diese letzteren von ANDREWS gemachten Angaben veranlassten mich eine größere Anzahl Exemplare von Allolobophora foetida, die in den Komposthaufen des hiesigen botanischen Gartens überaus häufig ist, zu untersuchen. Im Ganzen wurden 2615 Exemplare geprüft. Außer einer unten näher zu beschreibenden Abnormität, fand ich trotz sorgfältiger Besichtigung der Thiere keine Missbildungen. Auch unter den Regenwürmern, die ich im Laufe der letzten 22 Monate für meine Transplantationsversuche sammelte (ich schätze ihre Anzahl auf ca. 8000), habe ich niemals eine Doppelbildung des Körpers in der freien Natur gesehen. Diese negativen Befunde sind geeignet, die Angaben verschiedener Autoren über die Seltenheit der in Frage stehenden Abnormitäten zu bestätigen.

Fast alle in der Litteratur verzeichneten Fälle von Doppelbildung betreffen das hintere Körperende. Über das Vorkommen derartiger Missbildungen am Vorderkörper liegen nur zwei Beobachtungen vor; es sind die von BONNET (5) und LANGERHANS (64). Der Erstere fand, dass bei Regenerationsversuchen mit einem gewissen Süßwasseranneliden neben dem eigentlichen Kopf ein Auswuchs auftrat, welcher eine gewisse Ähnlichkeit in Größe und Gestalt mit dem eigentlichen Kopf zeigte. BONNET fasst diesen Auswuchs als die Anlage eines zweiten Kopfes auf.

Abgesehen von dieser etwas unsicheren Beobachtung theilt uns LANGERHANS einen Fall von doppelter Kopfbildung bei einer Syllide (Typosyllis variegata Grube) mit. Der eine Kopf zählt fünf, der andere drei Segmente. Beide sind bedeutend kleiner als das normale Vorderende des Thieres sein würde, zeigen aber im Übrigen die gewöhnliche Beschaffenheit. Der Ösophagus des Stammes steht mit keinem der beiden Köpfe in Verbindung. Aus dieser Thatsache und der Kleinheit der Köpfe kann man den Schluss ziehen, dass die Missbildung durch abnorme Regeneration entstanden ist.

Betrachten wir nun die Fälle mit Duplicität des Hinterendes. Die Theilung des Körpers der Doppelbildungen kann in verschiedenen Ebenen stattfinden. Die größte Mehrzahl der beobachteten Abnormitäten zeigte eine Theilung in der Frontalebene. Theilungen in der Sagittalebene kommen indessen auch vor; unter den von Andrews (3) beschriebenen abnormen Exemplaren von Podarke obscura zeigte sogar die Mehrzahl diesen Theilungsmodus.

Die Theilungsstelle liegt meist in der hinteren Körperhälfte, seltener weiter nach vorn.

Eine Gleichwerthigkeit der beiden Gabeläste ist weniger oft anzutreffen, großentheils macht der kürzere Schwanz mehr den Eindruck eines seitlichen Auswuchses oder einer Knospe, während der längere Gabelast als Fortsetzung des Vorderkörpers erscheint.

Was den innern Bau anbelangt, so enthalten beide Hinterenden in allen Fällen die für den normalen Wurmkörper typischen Organe. Eine merkwürdige Ausnahme von dieser Regel macht der eine von Andrews an Allolobophora foetida beobachtete Fall. Es zeigte hier der kleinere als seitliche Knospe erscheinende Schwanz keine Spur von entodermalen Theilen.

Bei den Theilungen des Körpers in der Frontalebene erfahren sämmtliche longitudinalen Organe eine vollständige Gabelung in zwei Äste, entsprechend der Theilung des ganzen Körpers. Jedes Hinterende besitzt einen After. (Derselbe fehlt natürlich der oben erwähnten kleinen der entodermalen Theile ermangelnden Schwanzknospe.)

Die Verdoppelungen des Körpers in der Sagittalebene, wie sie von Andrews bei Podarke obscura beschrieben worden sind, zeigen etwas andere Verhältnisse, die für die Erklärung des Zustandekommens dieser Art von Doppelbildungen von großer Bedeutung sind. Beide Hinterenden enthalten auch hier die sämmtlichen typischen Organe, welche mit denjenigen des Vorderendes in Verbindung stehen, mit Ausnahme der Ganglienkette des dorsal gelegenen Schwanzes. Dieselbe endigt frei in dessen erstem Segment. Die Ganglienkette des Vorderendes setzt sich also kontinuirlich in den ventral gelegenen Schwanz fort, ohne mit derjenigen des dorsal gelegenen Schwanzes in Verbindung zu stehen.

Über die Art und Weise der Entstehung der in Frage stehenden Abnormitäten sind die Meinungen der verschiedenen Beobachter getheilt.

Einige Autoren sind geneigt die Doppelbildungen für embryonalen Ursprungs zu halten (Vejdovský [94], Broom [14]).

Nach den Untersuchungen von Kleinenberg (59a), Vejdovský u. A. erleidet die Eizelle der Lumbriciden häufig, bei manchen Arten sogar in der Regel, eine »Doppelfurchung« (Vejdovský), wodurch es zur Bildung zweier Individuen kommt, die mit einander ganz oder theilweise vereinigt bleiben resp. verwachsen können und zwar in der verschiedensten Orientirung zu einander. Oft wird dabei eine theilweise Verkümmerung des einen Individuums beobachtet.

Vejdovský (94) äußert sich über die Entstehung der Doppelbildungen folgendermaßen: »Meiner Ansicht nach kann man diese ‚doppelschwänzigen' erwachsenen Regenwürmer aus den embryonalen Doppelmissbildungen ableiten . . . . Allerdings aber muss man annehmen, dass ein Individuum dieses Doppelembryos sehr früh in dem Vorderkörper degenerirte und erscheint daher als ein seitlicher Fortsatz des normal sich entwickelnden Regenwurmes. Ferner muss man annehmen, dass die Doppelembryonen nicht mit den Bauchseiten, sondern seitlich verwachsen.«

Andrews (3), Collin (26 u. A. suchen die Ursache der Entstehung der Verdoppelungen von Körpertheilen in einer abnormen Regeneration beim erwachsenen Wurm. Nach Andrews kommt man bei den oben erwähnten in der Sagittalebene gegabelten Exemplaren von Podarke obscura unwillkürlich zu der Annahme, dass früher eine Verbindung des Nervenstumpfes im dorsalen Schwanz mit der Ganglienkette des Vorderendes bestanden habe, eine Annahme, die gestützt wird durch den Umstand, dass der ventrale Schwanz meist ein sehr junges Aussehen hat. »We naturally suppose here, that a wound has healed over in such a fashion that the old nerve-cord does not reunite, but that the distal end remains as an isolated stump while the proximal end growth down into the new terminal that is formed, abnormally in place of the injured tissue or at place of injury to the tissue of the normal terminal.«

Endlich sind die Ansichten von Bell (8), Williamson (100 u. A. anzuführen. Diese Autoren nehmen auch eine postembryonale Entstehung der Doppelbildungen an, versuchen indess, den ganzen Entstehungsprocess auf eine Art lateraler Knospung (also ungeschlechtliche Fortpflanzung) zurückzuführen, welche der Knospung von Syllis ramosa zu vergleichen wäre.

Ich möchte an dieser Stelle auf die oben erwähnte von mir beobachtete Abnormität von Allolobophora foetida etwas näher eingehen. Dieselbe stellt zwar keine äußerlich wahrnehmbare Doppelbildung dar, scheint mir aber trotzdem, abgesehen von einem allgemeinen teratologischen Interesse, ein gewisses Licht auf die Art und Weise der Entstehung eines Theiles der Doppelmissbildungen zu werfen.

Die fragliche Allolobophora foetida (Fig. 18) ist mittelgroß und besitzt kein Clitellum. Sie wurde als einzige Abnormität unter 2615 Exemplaren derselben Art gefunden. Die ersten 70 Segmente des Wurmes sind vollkommen normal. Die Kontinuität des Körpers ist dann unterbrochen von einer ventral und etwas seitlich gelegenen länglich runden Neubildung von hellerer Farbe. Die letzten 48 Segmente des Thieres sind wieder normal, mit Ausnahme der sechs bis sieben ersten auf die Neubildung folgenden resp. ihr gegenüberliegenden Segmente, die ihres normalen ventralen Theiles in mehr oder weniger großem Umfang beraubt sind und deren laterale Partien in die entsprechenden der Neubildung übergehen. — Der Wurm besteht also aus einem Kopf- und einem Schwanzstück, welche Stücke mit einander durch eine schmale dorsale Partie zusammenhängen; zwischen beide schiebt sich an der Ventralseite die Neubildung derart ein, dass Kopf- und Schwanzstück einen stumpfen Winkel mit einander bilden.

Die Ventralseite der Neubildung zählt 30 schmale Segmente, an welchen die vier Borstenreihen deutlich wahrnehmbar sind. Mit ihrem vorderen Theil geht sie direkt in das mit einem vollständigen Segment endigende Kopfstück über, während ihr hinteres Ende mit einem schmalen freien Rande gegenüber von der Ventralseite des ersten vollständigen Segmentes des Schwanzstückes endigt. Die lateralen Flächen setzen sich, wie oben erwähnt, in die entsprechenden Partien der sechs bis sieben ersten mehr oder weniger vollständigen Segmente des Schwanzstückes fort. Die laterale Partie der Neubildung ist unsegmentirt.

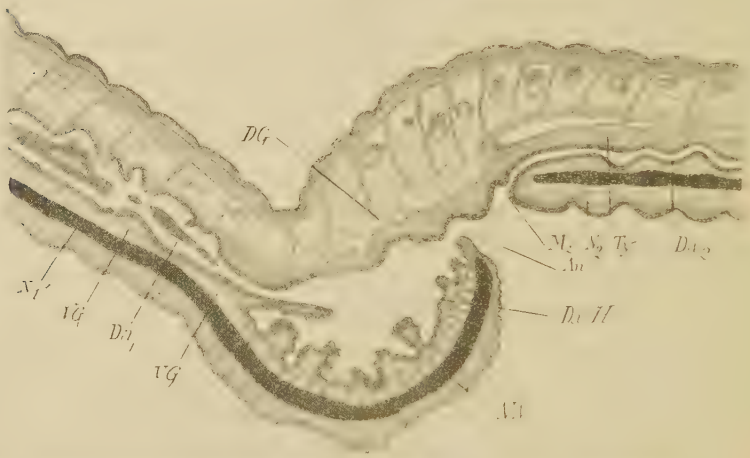
Der freie hintere Rand der Neubildung umgiebt eine ziemlich große Öffnung, welche mit dem Darm des Kopfstückes kommunicirt, wie die häufige Entleerung von Koth aus dieser Öffnung zeigt. Der Darm des Schwanzstückes erscheint leer.

Einen besseren Aufschluss über die Natur und die Bedeutung der Neubildung liefert uns die mikroskopische Untersuchung von Sagittalschnitten (Fig. XIII). Die normalen, alten Gewebe des Wurmes weisen einen den ventralen Theil von sechs bis sieben Segmenten

umfassenden Defekt auf, der in seinem vorderen Theil am größten ist und bis zur dorsalen Wand des Darmes reicht. Kopf- und Schwanzstück stehen also, außer mit dem dorsalen Theil der Körperwand, noch mittels eines Theiles der dorsalen Darmwand, dem über dieser gelegenen Theil der Leibeshöhle, sowie durch das Dorsalgefäß (*DG*) in Verbindung.

Aus den ventralen und seitlichen Partien des bis zur dorsalen Darmwand quer abgetrennten Kopfstückes entspringt die Neubildung

Fig. XIII.



Medianer Sagittalschnitt durch eine Allolobophora foetida mit partieller Doppelbildung des Hinterendes. Da_1 Darmlumen des Kopfstückes. *DaH* Darmhöhle, welche von der Neubildung umschlossen wird. *An* After am Hinterende der Neubildung. Da_2 Darmlumen des Schwanzstückes. *Ty* Typhlosolis desselben. M_2 Mundöffnung des Schwanzstückes. N_1 Nervenkette des Kopfstückes, welche sich ununterbrochen in die Neubildung fortsetzt (*NN*). N_2 Nervenkette des Schwanzstückes. *DG* Dorsales Blutgefäß, welches Kopf- und Schwanzstück verbindet. *VG* Ventralgefäß des Kopfstückes, welches sich ununterbrochen in die Neubildung fortsetzt (*VG*). — Zeiss Obj. a_3, Oc. 2.

und erstreckt sich in Gestalt einer stark gekrümmten Rinne, deren Decke von dem stehen gebliebenen dorsalen Verbindungsstück des Kopf- und Schwanzendes gebildet wird, nach hinten.

Die Rinne umschließt eine weite Höhle (*DaH*), die nach vorn mit dem Darmlumen des Kopfstückes (Da_1), nach hinten durch eine ziemlich weite Öffnung (*An*) mit der Außenwelt kommunicirt. Die Höhlung ist mit Darmepithel ausgekleidet; von ihrer Wand ragen zahlreiche unregelmäßig gestaltete Falten in das Lumen herein. Die dorsale Wand der Höhlung, welche wie oben bereits erwähnt, die dorsale Darmwand des unverletzten Wurmes darstellt, entbehrt einer Typhlosolis. Der Darm des Schwanzstückes (Da_2) steht mit dem Hohlraum in keiner Verbindung. Das Lumen des ersteren beginnt

mit einer ventral und dem freien Ende der Neubildung gegenüber gelegenen mundähnlichen Öffnung (M_2). Das ventrale Körperepithel des Schwanzstückes geht an dieser Öffnung direkt in das Darmepithel dieses Stückes über. Dorsal von dieser »Mundöffnung« findet sich eine aus Mesenchymzellen bestehende Masse, welche ich geneigt bin als Anlage einer Pharynxmuskulatur zu deuten. Tritt ja diese Muskulatur, wie Rievel (83) beobachtete, bei der Regeneration des Vorderdarmes schon auf einem sehr frühen Stadium auf.

In ihrem Bau stimmt die als Wand den mit Darmepithel ausgekleideten Hohlraum begrenzende Neubildung vollständig mit dem Bau der beim normalen Wurm ventral und seitlich vom Darm gelegenen Körperpartie überein.

Die Leibeshöhle der Neubildung steht sowohl mit der Leibeshöhle des Kopfstückes, wie auch mit derjenigen der ersten sechs bis sieben unvollständigen Segmente des Schwanzstückes in Kommunikation. Die innere Anordnung der Dissepimente entspricht vollkommen der äußeren Segmentirung. Die Septen endigen, so weit sie nicht mit dem Dorsalgefäß resp. der dorsalen Darmwand verbunden sind, sämmtlich auf der Grenze zwischen ventraler und lateraler Partie mit freiem Rande, resp. gehen unter sich Verbindungen ein. Zwischen die Endigungslinie der Septen der Neubildung und die Reste der alten Segmente bleibt eine natürlich auch äußerlich sichtbare Zone unsegmentirten Gewebes eingeschaltet (Fig. 18). Die Neubildung wahrt also in diesem wichtigen Punkte der Segmentirung vollkommen ihre Selbständigkeit. Exkretionsorgane sind regelmäßig in allen Segmenten der Neubildung nachweisbar.

Die Nervenkette der Neubildung (*NN*) ist eine unmittelbare Fortsetzung derjenigen des Kopfstückes (N_1). Die segmentalen Ganglien sind gut entwickelt. Das Nervensystem endigt in dem hinteren freien Ende der Neubildung mit einer abgerundeten Spitze.

Mit dem Bauchstrang des Schwanzstückes (N_2) steht sowohl die Nervenkette des Kopfstückes, wie auch die der Neubildung in keinerlei Verbindung. Jener endigt hinter der »Mundöffnung« des Schwanzstückes mit einer rundlichen Anschwellung. Von der Anlage eines Schlundringes ist nichts zu sehen.

Das supra- und infraneurale Blutgefäß der Neubildung sind ebenso, wie die Nervenkette, Fortsetzungen der entsprechenden Gefäße des Kopfstückes. Auch die ventralen Gefäßstämme enden blind am hinteren Ende der Neubildung (*VG*).

Wie bereits erwähnt, steht das Dorsalgefäß (*DG*) des Kopf-

stückes in ununterbrochener Verbindung mit dem des Schwanzstückes.

Betrachten wir nunmehr die wahrscheinliche Art und Weise der Entstehung dieser Missbildung und ihre Bedeutung für die Erklärung der Doppelbildungen.

Die helle Farbe der Neubildung, ihre schmalen, zarten Segmente, sowie der mikroskopische Befund stellen es außer allen Zweifel, dass die vorstehend beschriebene Abnormität im postembryonalen Leben, und zwar in Folge einer Verletzung entstanden ist.

Nun pflegen Verwundungen von dem Umfang, wie wir ihn für den vorliegenden Fall durch die mikroskopische Untersuchung festgestellt haben, dem gewöhnlichen Heilungsprocess anheimzufallen (falls nicht einfach das Hinterstück abgeworfen wird), und so liegt auch hier der Gedanke nahe, die Neubildung als das Produkt eines Wundheilungsvorganges aufzufassen. Dies kann aber nicht geschehen: denn 1) verkleinert sich jede Wunde durch Retraktion ihrer Ränder, während hier das neugebildete Gewebe die Wundränder derartig aus einander drängte, dass der Wurmkörper nunmehr die Form eines Winkels zeigt, und 2) wenn es im Verlaufe der Wundheilung zur Segmentirung des neugebildeten Narbengewebes kommt, so geht dieselbe stets von den stehengebliebenen Resten der alten Segmente aus: die Zahl und Größe der neugebildeten Segmente entsprechen so genau der Zahl und Größe der zerstörten Metameren. Im vorliegenden Falle finden wir dagegen an dem neugebildeten Gewebe ca. die sechsfache Anzahl von Segmenten, die bedeutend kleiner erscheinen als die normalen Segmente des Wurmes; ferner ist das segmentirte neugebildete Gewebe durch eine unsegmentirte Partie von dem alten Gewebe getrennt.

Wir kommen also nothgedrungen zu dem Schluss, dass die Neubildung nicht das Produkt eines einfachen Wundheilungsprocesses ist, sondern eine Regeneration darstellt, und zwar eine Regeneration, bei welcher es zur theilweisen Doppelbildung eines Körpertheiles (des Schwanzes) gekommen ist.

Man könnte geltend machen, dass von einer derartigen Doppelbildung nur dann die Rede sein könnte, wenn der betr. Körpertheil wirklich in der Zweizahl deutlich vorhanden wäre, und dass dieses Postulat nothwendiger Weise für jeden der beiden Körpertheile ein freies Ende bedinge, welches bei der vorliegenden Neubildung nicht nachweisbar sei. Wie oben gezeigt wurde, ist eine als After fungirende Öffnung am hinteren Ende der Neubildung, also das Hauptmerkmal des freien Schwanzendes, vorhanden. Dass die Neubildung

nicht mehr den Charakter eines freien Schwanzendes trägt, sondern nur den ventralen Theil eines solchen darstellt, ist bedingt durch die Art der ursprünglichen Verwundung und der dieser entsprechenden Regeneration. Wir wollen die beiden letztgenannten Momente desshalb etwas näher ins Auge fassen.

Wie durch die histologische Untersuchung festgestellt wurde, lag ursprünglich ein Defekt des Körpers vor, der die ventralen und seitlichen Partien mehrerer Segmente bis zur dorsalen Wand des Darmes exklusive umfasste, und zwar so, dass das Kopfstück in der Querrichtung, das Schwanzstück aber in einer schrägen Richtung durch mehrere Segmente hindurch abgeschnitten wurde. In Folge dieser Form der Wunde war besonders der Vorderkörper zu einer Regeneration geeignet, zumal auch eine Schwanzregeneration leichter zu bewerkstelligen ist, als eine solche des Kopfes.

Das freiliegende Gewebe des Kopfstückes hatte die Form des Querschnittes einer Rinne, wobei der Darm als das Lumen der Rinne sich darstellt. Trat nun von einer derartig gestalteten Wundfläche überhaupt eine Regeneration ein, so konnte das Produkt dieser Regeneration nur die Gewebe und Organe der Wundfläche enthalten, während die übrigen Organe, in festem Gewebsverband eingeschlossen, sich nicht an der Proliferation betheiligen konnten. Also, um es noch einmal auszusprechen, es konnte nur ein Regenerat entstehen, welches seinem Mutterboden in Bezug auf die Form (Rinnenform) und die Qualität der Gewebe vollständig entsprach. Zieht man nun ferner in Betracht, dass von der übrigen Wundfläche, besonders deren Rändern aus, eine normale Wundheilung sich vollzog, und dass so durch das entstehende Granulationsgewebe die freien Ränder der Rinne mit den lateralen Wundrändern vereinigt wurden, so erscheint es plausibel, dass unter den gegebenen Verhältnissen kein anderes Gebilde zu Stande kommen konnte, als das beschriebene, d. h. eine partielle Doppelbildung des Schwanzstückes. Hätte die ursprüngliche Wunde den Körper bis auf die dorsale Körperwand durchschnitten, so wäre es zweifellos zu einer Regeneration seitens der sämmtlichen Organe der Wundfläche des Kopfstückes gekommen, und ein freies, vollständiges Schwanzstück wie bei den von ANDREWS beschriebenen Verdoppelungen bei Podarke obscura, wäre gebildet worden, während hier nur die ventrale Partie eines solchen entstehen konnte, die aber ihren Charakter als Doppelbildung darin bewahrt, dass sie einen funktionsfähigen After und eine selbständige Segmentirung besitzt.

Die Bezeichnung »partielle Doppelbildung« für diesen Fall dürfte wohl kurz ihren Habitus am besten kennzeichnen.

Einen das Interesse noch mehr in Anspruch nehmenden seltenen Fall von Doppelbildung erhielt ich Ende des Jahres 1896. Es handelte sich um einen Wurm mit zwei Vorderenden, deren Entstehung auf dem Wege abnormer Regeneration erfolgte. Wie bereits oben erwähnt, findet sich, so viel mir wenigstens bekannt ist, in der Litteratur außer einer kurzen Notiz LANGERHANS' (64) über eine doppelköpfige Syllide (Typosyllis variegata Gr.) (cf. pag. 106) kein derartiger Fall beschrieben, eine Thatsache, aus der hervorgeht, dass die Doppelbildung des Kopfes im Vergleich zu derjenigen des Hinterendes eine große Seltenheit darstellt. Für die Lumbriciden ist der hier zu beschreibende Fall meines Wissens der erste.

Am 21. September 1896 hatte ich bei einer Anzahl von Würmern die ersten 15—16 Segmente entfernt, um die Regeneration des Vorderendes mit besonderer Rücksicht auf die eventuelle Neubildung der Genitalorgane zu studiren. Die Thiere wurden je zu vieren in der gewöhnlichen Weise in Glasgefäßen mit Fließpapier gehalten. Am 23. September zeigte sich bei sämmtlichen Thieren des Gefäßes Nr. 7 dieser Versuchsreihe (auch bei mehreren anderen) starker Vorfall der Eingeweide aus der Wunde. Die vorstehenden Theile wurden mittels der Schere abgeschnitten. Bei zwei Thieren desselben Gefäßes war es bis zum 26. September zu einem neuen Vorfall der Eingeweide gekommen, der wiederum entfernt wurde, wobei eine ziemlich starke Blutung eintrat. Nach Verlauf von etwa 10 Tagen hatte sich die Wunde geschlossen[1]. Bis zum 25. November ergab die Untersuchung nichts Neues. An dem genannten Tage bemerkte ich bei zwei Thieren des Gefäßes Nr. 7 die erste Anlage eines Kopfregenerates. Einzelheiten waren noch nicht zu

[1] Der Verschluss von Querwunden geschieht stets in einer typischen Art und Weise. In Folge des Zurücktretens der Eingeweide und der Retraktion der Wundränder nähern sich die lateralen Ränder des ersten Segmentes, während die dorsalen und ventralen Partien desselben unverändert ihre Lage beibehalten. Die Wunde wird so zu einem dorsoventralen Spalt. Schließlich lagern sich die lateralen Partien des betr. ersten Segmentes vollständig an einander, und die Wunde ist vollständig geschlossen, nur eine dorsoventrale Linie bleibt sichtbar. Natürlich betheiligen sich auch die lateralen Partien des zweitnächsten Segmentes an dem Wundverschluss. Der Körper des Wurmes erscheint so nach der ehemaligen Querwunde hin etwas seitlich abgeplattet.

unterscheiden. Bei dem einen Thier entwickelte sich im Verlaufe der nächsten Wochen ein ziemlich normales Kopfregenerat von einigen Segmenten, während bei dem anderen die Neubildung an ihrer Spitze einen Doppelhöcker aufwies, der bei näherer Untersuchung sich als die Anlage von zwei Köpfen herausstellte.

Das betr. Thier ist eine mittelgroße Allolobophora terrestris ohne Clitellum. Abgesehen von dem Regenerat sind Abnormitäten an dem Thiere nicht zu bemerken.

Das erste Segment, also das 16. des normalen Wurmes, entbehrt in Folge etwas schiefer Schnittführung bei der Operation seiner ventralen Hälfte. Aus diesem Defekt erhebt sich die Neubildung (Fig. 19 *a*). Dieselbe liegt also an der Ventralseite und bedeckt nur die ventrale Hälfte der ursprünglichen Wundfläche, während die dorsale Hälfte der letzteren frei ist und den typischen Wundverschluss zeigt. Die Betrachtung des Thieres von der Ventralseite (Fig. 19 *b*) zeigt, dass das Regenerat nicht genau in der Verlängerung der ventralen Medianlinie liegt, sondern es erscheint etwas nach links verschoben.

Die Neubildung besteht aus einem ungetheilten Basalstück von zwei resp. drei Segmenten, welches zwei kurze kegelförmige, in der Frontalebene neben einander liegende Vorderenden trägt. Dieselben zeigen einen Divergenzwinkel von ca. 90°. Der linksseitig gelegene Kopf erscheint etwas größer. Beide Köpfe tragen nahe ihrer abgerundeten Spitze lateral und etwas ventral gelegen je eine Mundöffnung in Form einer Spalte.

Die Neubildung ist deutlich segmentirt, zeigt indessen in der Anordnung der Segmente mehrfache in »compound metameres« bestehende Anomalien. An der Ventralseite zählt der größere, links gelegene Kopf (incl. Basalstück) sechs, auf der Dorsalseite acht Segmente. Der rechts gelegene, kleinere Kopf zählt (mit dem Basalstück) auf der Ventralseite sieben, auf der Dorsalseite acht Segmente. Borsten konnten an der Neubildung nicht nachgewiesen werden. Der Darm erscheint leer.

Bezüglich der Bewegung des Thieres konnte ich Folgendes feststellen. Die Kontraktionswellen setzen an der Spitze der Vorderenden ein und laufen kontinuirlich den ganzen Körper entlang. Der Impuls zur Vorwärtsbewegung geht stets von den Vorderenden aus; die Lokomotion selbst aber wird hauptsächlich vom alten Wurmkörper geleistet. Das Regenerat wird, da seine Kontraktionen im Vergleich zu denjenigen des übrigen Körpers zu wenig ausgiebig

sind, von letzterem einfach fortgeschoben. Ich habe mich bemüht den Antheil der einzelnen Köpfe an der Bewegung und den Einfluss derselben auf die Bewegungsrichtung genauer festzustellen, stieß aber bei der Kleinheit und der minimalen Länge der Köpfe auf große Schwierigkeiten. Es wollte mir scheinen, als ob der größere linksseitig gelegene Kopf einen größeren Einfluss bei der Bewegung entfalte. Genaueres ließ sich jedoch nicht feststellen. Reizversuche ergaben, dass beide Köpfe mit dem alten Körper in nervöser Kommunikation stehen mussten. Sowohl bei der Berührung des einen, wie auch des andern Kopfes erhielt ich eine deutliche Zuckung des äußersten Schwanzendes. Bei der Umkehrung des Versuches schienen beide Köpfe zugleich zu reagiren. Nicht aber konnte ich eine direkte Reizleitung zwischen beiden Köpfen konstatiren. Bei der weiteren Beobachtung konnten neue Thatsachen nicht konstatirt werden, so dass sich am 11. März im Wesentlichen derselbe Befund ergab.

Die Größenzunahme der Neubildung war so gering, dass ein merklicher Fortschritt in dieser Beziehung nicht zu verzeichnen war. Eine weitere Neubildung von Segmenten hatte nicht stattgefunden. Der Darm war noch leer, Nahrung konnte also noch nicht aufgenommen werden.

Aus äußeren Gründen musste ich am 11. März das vollkommen lebensfrische Thier abtödten. Alter also 5 Monate 18 Tage.

Die vorstehenden Daten, sowie die beiden Zeichnungen (Fig. 19 *a* und *b*) wurden den 19. Januar 1897 am lebenden Thier aufgenommen.

Zur mikroskopischen Untersuchung wurde das Objekt in eine ununterbrochene Serie von Frontalschnitten zerlegt.

Mikroskopischer Befund (Textfig. XIV—XVIII). Das Regenerat bildet in allen seinen wesentlichen Organen eine Fortsetzung derjenigen des alten Wurmkörpers.

Das Epithel ist sehr zellenreich und etwas niedriger als das des alten Körpers, auch zeigt es noch nicht die endgültige Differenzirung des letzteren.

Die Muskulatur zeigt noch keine scharfe Trennung in Längs- und Ringmuskelschicht, auch ist sie gegen das die Leibeshöhle erfüllende Mesenchymgewebe nicht scharf abgesetzt.

Die Leibeshöhle ist fast vollständig mit Mesenchymgewebe (Fig. XIV *Mes*) ausgefüllt, in welches die Organe eingebettet liegen. Die Anordnung des Mesenchyms ist unregelmäßig. Dissepimente,

sowie Segmentalorgane sind schwer, stellenweise überhaupt nicht nachweisbar.

Darm. Das weite Lumen des Darmes des alten Wurmkörpers endigt auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe. In seinem dorsalen Theil, welcher über der Neubildung liegt, ist er nach vorn zu natürlich vollständig blind geschlossen. Der ventrale Theil des Darmes bildet dagegen ein sich weit bis in die Neubildung erstreckendes Divertikel mit verhältnismäßig engem Lumen (Fig. XVIII *Di*). Dieses Divertikel zieht sich zunächst ziemlich weit (bis etwa zu dem Oberschlundganglion des größeren Kopfes) gerade und parallel mit der Längsachse nach vorn (Fig. XVIII *Di*), um dann sich ventralwärts zu wenden und dort blind zu enden (Fig. XVII, XVI, XV *Di*). In Fig. XVII ist der Übergang des geraden Theiles des Divertikels in den nach der Ventralseite sich wendenden Theil zu sehen. Mit dem geraden Theil des Divertikels steht die Mundöffnung des größeren links (auf den Fig. XIV—XVIII rechts) gelegenen Kopfes durch einen engen vielfach sich windenden Kanal (Ösophagus) in Verbindung. Auf den Textfiguren ist derselbe in seiner ganzen Länge nicht zu erkennen, man sieht ihn meist nur angeschnitten (Fig. XIV—XVIII Oes_1). In Fig. XVI sieht man einen Theil des Ösophagus zwischen den Schlundkommissuren hindurchziehen. In Fig. XVIII Oes_1 erkennt man seine Mündung am Grunde des Divertikels. Die Mundöffnung des kleinen rechtsseitigen (in den Textfiguren linksseitigen) Kopfes (Fig. XV—XVII O_2) steht in keiner Kommunikation mit dem Darm; sie stellt eine einfache tiefe Ektodermeinstülpung dar (Fig. XVI O_2), deren tiefste Stelle in beträchtlicher Entfernung von dem Darmdivertikel bleibt.

Man könnte den Einwand erheben, dass es sich hier um keinen echten Mund handele, sondern dass diese Einstülpung nur eine abnorm tiefe Ektodermfalte ohne besondere Bedeutung sei. Gegen diese Ansicht sprechen aber verschiedene wichtige Punkte.

1) Die Einstülpung findet sich an einem freien mehrere Segmente zählenden Vorderende, und zwar an der Stelle, an der normaler Weise der Mund seine Lage hat. 2) Die Einstülpung hat eine solche Tiefe, wie sie einfachen Falten oder Segmentgrenzen wohl niemals zukommt. 3) Das Verhalten des Nervensystems spricht dafür, dass es sich um die Anlage eines Schlundes handelt. Wir finden zwar, wie wir weiter sehen werden, keinen Schlundring, indessen aber einen dem in Frage stehenden Kopfe zukommenden selbständigen Theil des

Fig. XIV.

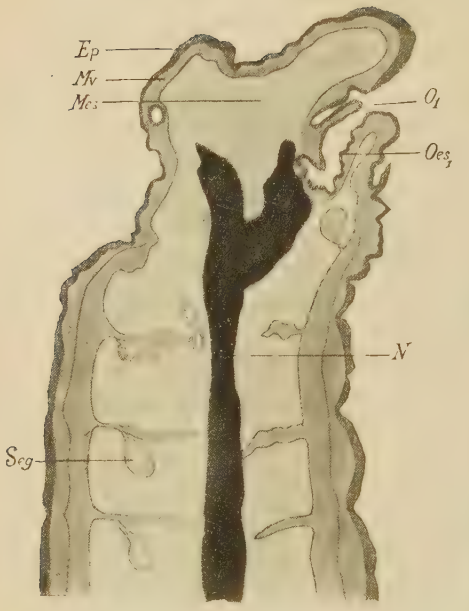


Fig. XV.

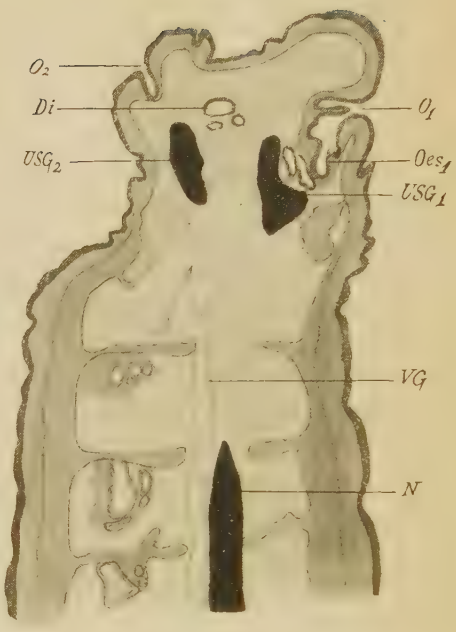


Fig. XVI.

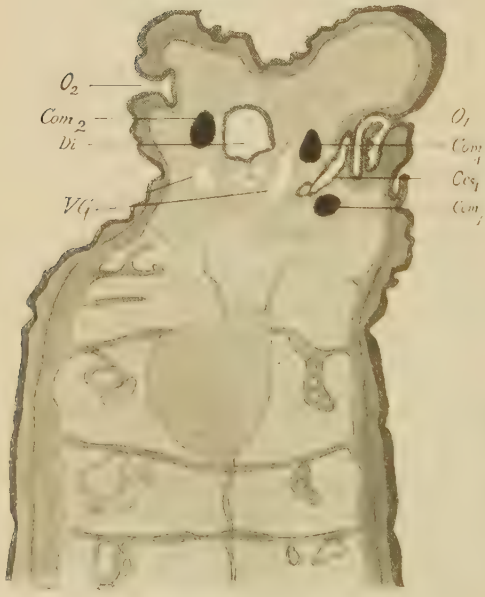


Fig. XVII.

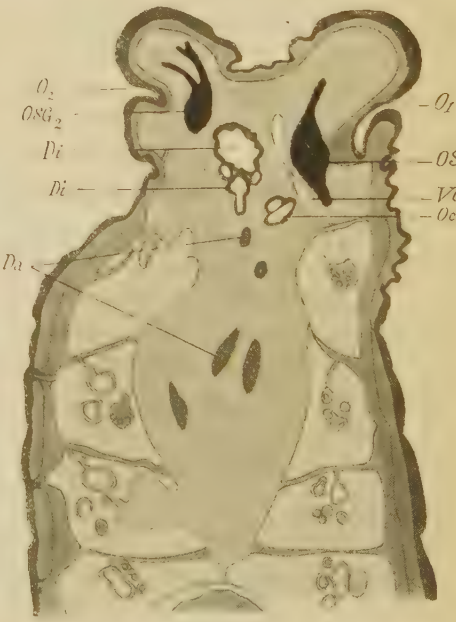


Fig. XVIII.

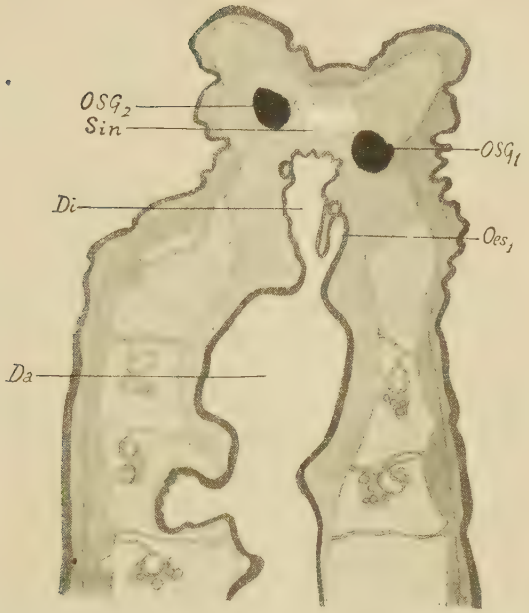


Fig. XIV—XVIII. Sämmtliche Figuren gehören einer Frontalschnittserie durch eine doppelköpfige Allolobophora terrestris an. Die gezeichneten Schnitte sind so geordnet, dass sie successive von der Ventral- nach der Dorsalseite hin fortschreiten. In den Figuren bedeuten: *Ep* Körperepithel. *Mu* Muskulatur. *Mes* Mesenchym. *Seg* Segmentalorgane. *N* Nervenkette. USG_1 Unterschlundganglion des größeren, USG_2 Unterschlundganglion des kleineren Kopfes. Com_1, Com_1 Schlundkommissuren des größeren Kopfes. Com_2 Schlundkommissur des kleineren Kopfes. OSG_1 Oberschlundganglion des größeren, OSG_2 Oberschlundganglion des kleineren Kopfes. O_1 Mund des größeren, O_2 Mund des kleineren Kopfes. Oes_1 Ösophagus des größeren Kopfes. *Da* Darm. *Di* Darmdivertikel. *VG* Ventralgefäß, welches übergeht in einen Blutsinus (*Sin*). — Zeiss Obj. a_3, Oc. 2.

Nervensystems, an dem Unter- und Oberschlundganglion und eine beide verbindende Kommissur zu erkennen sind. Wir haben es also hier zweifellos mit einem durch Regeneration entstandenen ektodermalen Stomodäum zu thun, welches mit dem Mitteldarm in Verbindung zu treten keine Gelegenheit hatte. Auch bezüglich des Stomodäums des anderen größeren Kopfes hat es den Anschein, als ob dasselbe ektodermaler Natur sei (ohne dieser Vermuthung eine besondere Bedeutung beizulegen); denn abgesehen von der sehr weiten in ihren ventralen Theilen trichterförmigen Mundöffnung und der Ähnlichkeit des Ösophagusepithels mit dem Ektoderm, ist es auffällig, dass der Mitteldarm des alten Wurmkörpers ein Divertikel vorschickt, während der Ösophagus sich ziemlich am Grunde des Divertikels mit dem Mitteldarm verbindet. Die oben

angeführten Thatsachen und Vermuthungen sind mit den Befunden Rievel's (83) über die Regeneration des Vorderdarmes schwer in Einklang zu bringen, andererseits nimmt v. Wagner (98a) für Lumbriculus neuerdings wieder an, dass die Anlage des Vorderdarmes bei der Regeneration vom Ektoderm aus erfolgen soll. Übrigens liegt es mir fern, aus diesem besonderen Falle einen allgemeinen Schluss ziehen zu wollen.

Nervensystem. Der Bauchstrang des alten Wurmkörpers wendet sich an der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe etwas nach links (entsprechend der überhaupt etwas nach links verschobenen Lage des gesammten Regenerates) und schwillt hier zu einer unregelmäßig gestalteten umfangreichen Verdickung an, die in ihrem ventralen Theil mehr kompakt ist und weiter dorsalwärts sich in zwei dicke Äste spaltet (Fig. XIV *N*. Jeder der beiden Äste geht unmittelbar über in das Unterschlundganglion des betr. Kopfes, resp. stellt selbst zum Theil das Unterschlundganglion des betr. Kopfes dar (Fig. XIV, XV). So weit ist das Verhalten des Nervensystems in beiden Vorderenden das gleiche. In dem größeren linksseitigen Kopf gehen aus dem Unterschlundganglion zwei zu beiden Seiten des Schlundes gelegene Schlundkommissuren hervor (Fig. XVI *Com*$_1$ *Com*$_1$), die sich dorsalwärts in einem umfangreichen Oberschlundganglion zum Schlundring schließen (Fig. XVII *OSG*$_1$. Der vollständige Schlundring gestattet dem Ösophagus den Durchtritt (Fig. XVI). Zu bemerken ist noch, dass die nach vorn zu gelegene Kommissur in ihrer ventralen Hälfte arm an Ganglienzellen ist. Die Verhältnisse entsprechen also hier fast vollkommen den normalen. Anders bei dem kleinen in den Figuren linksseitigen Kopf. Von dem Unterschlundganglion gehen nicht zwei Schlundkommissuren aus, sondern nur deren eine, wenn ich sie so nennen darf. Das Unterschlundganglion Fig. XV *USG*$_2$ nimmt dorsalwärts immer mehr an Umfang ab und zieht sich in einen dorsalwärts verlaufenden nervösen Strang aus, dessen Querschnitt nur um ein Weniges größer erscheint als derjenige von einer Schlundkommissur des anderen Kopfes Fig. XVI *Com*$_2$. Dieser nervöse Strang findet dorsalwärts sein Ende in einem umfangreicheren Knoten, der als Oberschlundganglion zu betrachten ist Fig. XVII und XVIII *OSG*$_2$). Er liegt in derselben Höhe mit dem Oberschlundganglion des anderen Kopfes und entsendet nach vorn zu mehrere Nervenstämme (Fig. XVII). Wie bereits oben geschildert wurde, besitzt der hier in Frage stehende Kopf keinen mit dem Darm kommunicirenden

Osophagus, der letztere endet vielmehr noch in einer ziemlichen Entfernung vor dem Nervensystem. Es liegt nahe, den Mangel eines vollständigen Schlundringes in Verbindung zu bringen mit dem Fehlen eines durch ihn hindurchtretenden Schlundes. Die eine vorhandene Kommissur wäre, da sie einen etwas größeren Umfang hat als eine einzelne Kommissur des anderen Kopfes, aufzufassen als eine Verschmelzung der beiden den Schlundring bildenden Kommissuren. Jedenfalls steht es, wie aus dem Vorstehenden erhellt, außer allem Zweifel, dass der fragliche Kopf einen eigenen Nervenapparat besitzt, der seiner Qualität nach vollständig den normalen Verhältnissen entspricht.

Gefäßsystem. Das infraneurale Gefäß endigt blind auf der Grenze zwischen altem und neuem Gewebe.

Das supraneurale Gefäß (Fig. XV *VG*) theilt sich beim Übergang in das junge Gewebe in zwei Äste, welche nach der Schlundkommissur des kleinen (in den Figuren linksseitigen) Kopfes resp. nach der vorderen Schlundkommissur des größeren Kopfes sich hinziehen (Fig. XVI *VG*). Während der rechte (in der Figur linke) Ast bald blind endigt, erstreckt sich der linke Ast zwischen dem nach ventralwärts verlaufenden Darmdivertikel und der vorderen Schlundkommissur des linken Kopfes hindurch (Fig. XVII *VG*), um dann in einen weiten auf der Grenze beider Köpfe liegenden Blutsinus überzugehen. Letzterer lässt sich dorsalwärts weiter verfolgen und steht über dem Darm mit dem Dorsalgefäß in Verbindung (Fig. XVIII *Sin*).

Die Entwickelung der Doppelbildung erfolgte, wie sich aus der vorstehenden Darstellung ergiebt, auf dem Wege abnormer Regeneration; aber wie? — Warum bildete nur dieses eine Thier zwei Vorderenden und nicht auch die in genau gleicher Weise behandelten anderen Versuchsthiere? — Ich habe mich vergebens bemüht auf dem Wege der histologischen Untersuchung Klarheit über diese wichtige Frage zu erlangen. Es will mir fast scheinen, als ob auch hier das Nervensystem eine wichtige Rolle gespielt hätte, wofür auch die Thatsache spricht, dass die Neubildung nur auf die ventrale Partie der ehemaligen Querwunde sich erstreckt, die anfänglich genau denselben typischen Wundverschluss zeigte, wie die dorsale Wundhälfte. Wie oben aus einander gesetzt wurde, bildet der Bauchstrang des alten Wurmkörpers an der Grenze von altem und neuem Gewebe eine ziemlich umfangreiche gangliöse Anschwellung, aus welcher die Unterschlundganglien der beiden Köpfe hervorgehen. Man könnte sich vorstellen, dass vielleicht als eine Art von Hemmungsbildung

zuerst jene umfangreiche gangliöse Anschwellung entstand, welche, selbst eine abnorme Bildung, den Ausgangspunkt für eine abnorme doppelte Nervenregeneration darstellte. Diese nervöse Doppelbildung würde dann die Entwickelung der Doppelbildung überhaupt im Gefolge gehabt haben. Bei diesen Erörterungen ist der weiter oben angenommene bestimmende Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration als gegeben vorausgesetzt (cf. pag. 48—49).

Zum Schluss dieses Kapitels noch einige allgemeine Erörterungen über die Entstehung der Doppelbildungen überhaupt.

Durch die Untersuchungen von Vejdovský [94] ist die Möglichkeit der Entstehung von Doppelbildungen durch den vielfach eigenthümlichen Verlauf der ersten Embryonalentwickelung dargethan worden. Es können, wie aus der Darstellung des genannten Autors hervorgeht, die verschiedensten Formen von embryonalen Doppelbildungen auf diese Weise zu Stande kommen. Theoretisch ist auf diesem Wege die Möglichkeit der Entstehung aller nur denkbaren Doppelformen gegeben. Dass eine Anzahl der in der Litteratur beschriebenen Fälle von Doppelbildung embryonalen Ursprungs ist, erscheint mir zweifellos; nicht aber alle Doppelformen können auf diese Weise entstanden sein (wie Vejdovský [94] geneigt ist anzunehmen).

Sehr viele, wenn nicht die meisten, Doppelbildungen dürften vielmehr ihre Entstehung einer postembryonalen abnormen Regeneration verdanken. Ich möchte auch hier noch einmal an die bereits oben erwähnten Ansichten von Collin (26) und Andrews (3) erinnern, die die Entstehung sämmtlicher Doppelbildungen auf abnorme Regeneration zurückführen. Damit eine solche zur Entstehung einer Doppelbildung führende Regeneration eintreten kann, ist das Vorhandensein einer Verletzung (Querwunde) des betr. Individuums erforderlich. Diese Verletzung kann den Körper des Wurmes entweder vollständig oder nur zum Theil durchtrennen. Im ersteren Falle sind die entstehenden Verdoppelungen eines Körperendes stets dem Alter nach gleichwerthig, d. h. sie bestehen beide aus neugebildetem Gewebe. Was den zweiten Fall anbelangt, so kann eine Doppelbildung dadurch zu Stande kommen, dass die querdurchschnittenen, freiliegenden Gewebe ein Regenerat bilden, welches je nach der Tiefe der Wunde einen mehr oder

weniger vollständigen Wurmkörper darstellt, während zugleich das betr. alte Körperende erhalten bleibt. So bilden sich Würmer mit zwei Enden des betr. Körpertheils, von denen das eine aus altem, das andere aus jungem Gewebe besteht.

Diese beiden vorstehend erörterten Möglichkeiten finden in den oben von mir beschriebenen Fällen von Doppelbildung eine Illustration. In beiden Fällen handelt es sich, wie ich noch einmal betonen möchte, um Doppelbildungen, die höchst wahrscheinlicher Weise auf dem Wege postembryonaler abnormer Regeneration entstanden sind.

4. Parallelvereinigung zweier Individuen (Morren'scher Versuch). (Fig. 20.)

Die Versuche dieses Abschnittes besitzen eine besondere, ja historische Bedeutung für die Lehre von der Transplantation überhaupt und für die Pfropfung bei Regenwürmern im Besonderen. Im Jahre 1829 versuchte C. F. A. Morren die Darstellung von Difformitäten (»experimenta eo scopo instituta, ut quandam difformitatem producerem«) bei Regenwürmern durch Parallelvereinigung zweier Thiere. Morren beschreibt in seinem umfangreichen Werke: De historia naturali Lumbrici terrestris, Gandavi 1829, nachdem er über die Regeneration der Regenwürmer ausführlich gehandelt hat, seine diesbezüglichen Versuche wie folgt:

»Duobus Lumbricis a latere apertis, intuli incisionem longitudinalem a papillis usque prope tertiam posteriorem corporis partem. Dein uno alteri applicato ipsos simul ligabam, lateribus incisionum inter se tangentibus, sine ulla tamen laesione organorum internorum. In vase argillaceo positos, per aliquos dies morari sinebam. Sic 20 paria praeparaveram, et 4 paria inter haec optatis responderunt. Tribus hebdomadibus post operationem, hi Lumbrici fortiter inter se adhaerebant; filum quo obstringebantur muco obducebatur; hoc rejeci. Nihil singularius est quam duos Lumbricos, ut ita dicam consutos, motus varios instituentes videre, quia voluntas in utrisque raro congruit; ideoque ultra modum excitari non debent, ne nimia vi motuum lacerentur.

Ex hoc experimento patet quam aptae sint Annelides ad vim reproductivam, et quanta celeritate carnium formatio apud illos locum habet.«

Wir entnehmen aus dieser Darstellung, dass Morren wirkliche Transplantationsversuche mit Regenwürmern angestellt hat, und zwar

unter Anwendung desselben chirurgischen Hilfsmittels (der Naht), wie wir es heute gebrauchen. Seine Versuche beschränkten sich indessen auf die Darstellung einer einzigen »Difformität«, die durch die Bezeichnung »Parallelvereinigung« wohl am besten charakterisirt ist; denn die beiden vereinigten Thiere werden durch die Transplantation im Allgemeinen stets eine parallele Lage einzunehmen haben.

Der Erfolg, den MORREN bei seinen durchaus nicht leichten Versuchen hatte, ist ein verhältnismäßig sehr guter (von 20 operirten Thieren gelangen 4).

Zu meinen eigenen Versuchen übergehend, muss ich zunächst bemerken, dass mir das Werk MORREN's erst im Sommer 1896 bekannt wurde, nachdem ich bereits ein volles Jahr über die Transplantation bei Regenwürmern gearbeitet hatte. Auch die »Parallelvereinigungen«, die ich dem Autor, der als erster die Transplantation bei Regenwürmern versuchte, zu Ehren als »MORREN'schen Versuch« bezeichnet habe, wurden von mir bereits ausgeführt, bevor ich die Arbeit MORREN's kannte.

Dauernde Parallelvereinigungen sind nicht leicht zu erhalten. Eine Verwachsung so großer Wundflächen, wie sie MORREN angiebt, gelang mir überhaupt nicht; ich sah mich daher genöthigt, die Größe der zu vereinigenden Wundflächen zu beschränken. Als Operationsstelle wählte ich die Gegend zwischen Genitalorganen und dem Clitellum, wo ich an beiden Thieren mit der Schere einen geraden, lateralen Schnitt, ohne Verletzung innerer Organe durch 10—15 Segmente hindurch anlegte. Nachdem die Wundränder etwas aus einander gezogen worden waren, vereinigte ich die einander entsprechenden durch 8—10 Nähte. Die Thiere wurden nach der Operation in feuchter Kammer gehalten. In den meisten Fällen trennten sich die Vereinigungen innerhalb der ersten Tage, oder die einzelnen Thiere fingen an vom aboralen Ende aus abzusterben, häufig unter mehrfacher Abschnürung von Segmenten. In den letztgenannten Fällen handelte es sich höchstwahrscheinlich um eine Infektion von der umfangreichen nicht vollkommen geschlossenen Wunde aus. Von 29 Operationen missglückten so fast alle, nur bei einem Thier konnte ich ein vollständiges, bei einem anderen ein theilweises Gelingen der Transplantation konstatiren.

Betrachten wir hier den erstgenannten Fall, Versuch Nr. 269 (Fig. 20). Am 16. Oktober 1896 wurden zwei mittelgroße Exemplare von Allolobophora terrestris in der beschriebenen Weise vereinigt;

die Operationsstelle liegt hinter dem Muskelmagen und umfasst 12—14 Segmente.

Bis zum 19. November verblieb das Thier in der feuchten Kammer (die Nähte hatten sich zu dieser Zeit erst zum Theil abgestoßen), dann wurde es weiterhin in Fließpapier gehalten. Bezüglich der Nahrungsaufnahme, der Funktion des Darmes, des Gefäß- und Nervensystems zeigte jedes der vereinigten Thiere durchaus normale Verhältnisse. — Bei der Bewegung krochen die beiden verbundenen Thiere meist parallel gelagert vorwärts. Die Verdünnungswelle verlief bis zur Operationsstelle, um diese zu überspringen und sich dann weiter auf den hinteren Körperabschnitt fortzusetzen. Die von der Operation betroffenen Segmente beider Theilstücke traten zusammen als umfangreiche wulstartige Verdickung beim Anlangen der Verdünnungswelle hervor. Der Wulst war hier zweifellos bedingt durch eine bedeutende Erweiterung des Cylinders der Ringmuskulatur. An der Weiterleitung der Verdickungswelle betheiligen sich die operirten Segmente durch schwache Kontraktionen ihrer Längsmuskeln. Der Umfang des Wulstes wird hierdurch an und für sich etwas vergrößert, ohne dass derselbe indessen sich so scharf markirt, wie bei der Verdünnungswelle.

Am 10. December 1896 (also nach 55 Tagen) hatten sich sämmtliche Nähte abgestoßen, die Vereinigung erschien gut. In dem Verhalten der operirten Segmente gegenüber den Kontraktionswellen hatte sich eine Änderung in so fern vollzogen, als beim Anlangen der Verdünnungswelle sich der Umfang des Wulstes in toto verringerte, es kontrahirte sich hier nicht die Ringmuskulatur des einzelnen Thieres gesondert, vielmehr zeigte der Ring des aus der Muskulatur beider Thiere zu gleichen Theilen zusammengesetzten Wulstes die Fähigkeit einer einheitlichen selbständigen Kontraktion. Man muss also nicht nur annehmen, dass eine funktionsfähige Verwachsung der beiden Ringmuskelsysteme an der Vereinigungsstelle zu Stande gekommen ist, sondern es macht sich auch bereits die funktionelle Anpassung an die durch die Transplantation geschaffene Neugestaltung des Muskelsystems der Operationsstelle in deutlicher Weise bemerkbar. Im Übrigen führte jedes Thier eine vollkommen selbständige Existenz. Die Grenzen der vereinigten Segmente waren zum großen Theil in einander übergegangen; ein unsegmentirtes Narbengewebe existirte nicht mehr.

Am 4. Februar 1897 wurde das Thier in guter Verfassung konservirt. Alter der Vereinigung 3 Monate 19 Tage.

Bei einem Thier des Versuches Nr. 268 kam es nur zu einer theilweisen Vereinigung der Wundflächen, während der übrige Theil derselben sich einfach durch den gewöhnlichen Wundheilungsprocess schloss. Die beiden Thiere hingen so mit einer nur vier Segmente umfassenden Stelle zusammen. So lange die vereinigten Thiere in der feuchten Kammer gehalten wurden, ging, trotz der beschränkten Verbindung, die Verwachsung in der gewöhnlichen Weise von statten. Als das Versuchsthier indessen nach Ablauf von 4 Wochen in Fließpapier eingesetzt worden war, fand ich nach wenigen Tagen, wahrscheinlich durch die Wirkung des Widerstandes des Fließpapiers die Thiere getrennt, und zwar musste diese Trennung eine gewaltsame gewesen sein, da sie mit einer starken Blutung einhergegangen war (1. December 1896). Die Thiere waren 41 Tage vereinigt.

Die Parallelvereinigungen sind die einzigen Transplantationen, bei welchen es nicht zur Bildung eines neuen Individuums aus den beiden Komponenten der Verbindung kommt. Jedes der an der Vereinigung betheiligten Thiere behält seine vollkommene Selbständigkeit in jeder Beziehung. Gemeinschaftlich ist beiden Thieren nur die Leibeshöhle und die Muskulatur der operirten Segmente.

Ebenso gut wie seitliche Vereinigungen, würden ventrale und dorsale Transplantationen herzustellen gewesen sein; ich habe derartige Versuche, die sich, sofern sie nicht durch Verletzung innerer Organe komplicirt sind, in nichts Wesentlichem von den beschriebenen Versuchen unterscheiden, nicht angestellt.

B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft.

1. Transplantation von Theilstücken, bestehend aus wenigen Segmenten.

Die Lumbriciden besitzen bekanntlich ein außerordentlich hoch entwickeltes Regenerationsvermögen, das sich nicht nur auf den Ersatz kleiner verloren gegangener Theile des Gesammtkörpers erstreckt, sondern auch bei verhältnismäßig kleinen Bruchstücken des Körpers deutlich in die Erscheinung tritt. Man kann so einen Regenwurm in eine Anzahl Stücke zerlegen, die nicht nur im Stande sind am Leben zu bleiben, sondern auch im günstigsten Falle Kopf und Schwanz zu regeneriren vermögen. Die Lebensfähigkeit der Theil-

stücke hat jedoch bei weiterer Zerstückelung des Körpers eine Grenze; so sind, wie schon Eingangs erwähnt, Stückchen, die aus ein bis drei Segmenten bestehen, allem Anschein nach nicht existenzfähig, und auch solche von vier bis acht Segmenten sterben in vielen Fällen ab.

Mein Bestreben ging nun dahin, durch die Verbindung eines solchen kleinen, nicht lebensfähigen Segmentkomplexes mit einem größeren, lebensfähigen Theilstück ein neues Individuum darzustellen.

Ich verschaffte mir durch Zertheilung eines Wurmes derartige kleine aus ein bis vier Segmenten bestehende Stückchen und versuchte dieselben mit Hilfe von zwei Nähten auf die Wundfläche eines durch Quertheilung hergestellten größeren Theilstückes zu transplantiren. Alle meine diesbezüglichen Experimente schlugen indessen fehl, und ich wollte bereits den Versuch als unmöglich aufgeben, als es bei einem gänzlich anderen Versuch unbeabsichtigterweise zu einer solchen Transplantation kam, die ein in jeder Hinsicht befriedigendes Resultat ergab. Ich werde auf diesen Versuch (Nr. 51) weiter unten des Näheren einzugehen haben.

Bei diesem Versuch Nr. 51 (Fig. 21) hatte es sich ursprünglich um eine Darstellung von »verlängerten Thieren« gehandelt, wie sie oben beschrieben worden sind; die vereinigten Theilstücke hatten sich jedoch bald in Folge von Autotomie des Kopfstückes in der Nähe der Vereinigungsstelle getrennt, wobei die Bruchstücke einiger Segmente der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben und mit letzterem verwuchsen.

Durch diese Erfahrung belehrt, stellte ich eine größere Anzahl von »verlängerten Thieren« dar, wobei ich das Kopfstück recht lang wählte, um so einer Autotomie Vorschub zu leisten. Es kam auch thatsächlich bei allen Thieren innerhalb der ersten 4 Tage zu einer Trennung der Vereinigung und zwar meist unter Abstoßung einiger Segmente seitens des Kopfstückes, die, gehalten durch die Nähte, der Wundfläche des Schwanzstückes anhaften blieben. Indessen nur in vereinzelten Fällen gelang es eine Verwachsung der so transplantirten an und für sich nicht lebensfähigen Segmente mit dem Schwanzstück zu erzielen, meist starben sie nach Verlauf weniger Tage ab und wurden dann von der Wundfläche des Schwanzstückes abgestoßen. Dies passirte stets, wenn die Autotomie bereits am ersten oder zweiten Tage nach der Vereinigung erfolgt war; anders dagegen, wenn der Zusammenhang des ganzen Thieres bis zum dritten Tage, oder noch länger, erhalten blieb (was allerdings selten geschah). In diesen Fällen erhielten sich die abgestoßenen Segmente auf der

Stückchen begann, trotz seiner Kleinheit, von seinem oralen Ende aus zu regeneriren. Die Produkte dieser Regeneration waren, was ihre Form und die Zahl ihrer Segmente anbelangt, so verschieden, dass ich in dieser Hinsicht die einzelnen Fälle gesondert betrachten möchte.

Versuch Nr. 149. — 1 Thier. — Am 16. Mai 1896 normale autoplastische Vereinigung bei Allolobophora terrestris. — Die Operationsstelle lag in der Mitte des Körpers. Am 19. Mai amputirte das Kopfstück an seinem aboralen Ende einen Komplex von vier Segmenten, der mit dem Schwanzstück vereinigt blieb. — Am 12. Juni zeigte das orale Ende des transplantirten Stückchens einen deutlichen Mund und zwar lag derselbe in einem neugebildeten Segment.

Am 15. August 1896 wurde das Thier in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Eine Grenze zwischen Kopf- und Schwanzstück macht sich nicht mehr bemerkbar. — Alter der Vereinigung also 3 Monate.

Versuch Nr. 166. — 1 Thier. — Am 6. Juni 1896 autoplastische Vereinigung unter Drehung der Theilstücke um 90° bei Allolobophora terrestris. Die Operationsstelle lag in der Mitte des Körpers. Am 9. Juni amputirte das Kopfstück an seinem aboralen Ende zwei Segmente, die der Wundfläche des Schwanzstückes, durch sämmtliche vier Nähte gehalten, anhaften blieben. — Am 13. Juli hatte das kleine Theilstück ein kurzes dickes Regenerat, bestehend aus sieben Segmenten mit mehreren Anomalien gebildet. Die Vereinigung war gut. — Am 29. August 1896 war das Thier abgestorben. — Alter der Vereinigung mindestens 1 Monat 7 Tage, wahrscheinlich aber mehr als 2 Monate.

Ganz besonders interessant gestaltete sich die Regeneration bei einem Thier des Versuches Nr. 154 (Fig. 22 *a*, *b*), es kam hier zu einer zweimaligen Neubildung von Segmenten.

Am 21. Mai 1896 wurde aus zwei Individuen der Species Allolobophora terrestris ein verlängertes Thier dargestellt. Beim Kopfstück lag die Operationsstelle 2 cm vor dem Afterende, beim Schwanzstück waren die vier ersten Segmente entfernt worden. Am 24. Mai amputirte das Kopfstück drei Segmente, die mit dem Schwanzstück vereinigt blieben. — Am 7. Juni zeigte das transplantirte Stückchen die ersten Eigenbewegungen. Am 23. Juni wurden die Nähte mit der Schere entfernt; es zeigte sich, dass das kleine Stückchen ein Kopfregenerat, bestehend aus acht Segmenten, gebildet

hatte (Fig. 22*a*). Dieses Regenerat wuchs rasch, bis es in kurzer Zeit fast denselben Umfang erreicht hatte, wie sein Mutterboden, das Kopfstück. — Am 8. Juli war aus der Spitze dieser acht Segmente großen Neubildung ein zweites aus 37 Segmenten bestehendes Regenerat hervorgewachsen, an welchem man deutlich das Rückengefäß und den Darm durchschimmern sehen konnte (Fig. 22*b*). Die Regenerate vollführten gemeinschaftlich lebhafte Eigenbewegungen. Bis zum 13. August 1896 hatte auch das zweite Regenerat bedeutend an Umfang zugenommen. Die Lokomotion des ganzen Thieres war nunmehr eine einheitliche; die Kontraktionswellen setzen an der oralen Spitze des zweiten Regenerates ein und verliefen ununterbrochen bis zum aboralen Ende des Schwanzstückes. Ein entsprechendes Resultat ergaben Reizversuche. Berührte man die vorderste Spitze des zweiten Regenerates, so zuckte deutlich das äußerste Schwanzende des Thieres im Momente der Reizapplikation, während die mittleren Körperpartien in Ruhe blieben. Das Bestehen einer ununterbrochenen Nervenleitung des ganzen Thieres war damit sicher festgestellt.

Einen eigenthümlichen Anblick gewährte das Versuchsthier, abgesehen von dem verschieden großen Umfang der Regenerate und Theilstücke, durch seine Färbungsdifferenzen: an das tiefdunkel pigmentirte Schwanzstück setzte sich nach vorn das hellere kleine, aus drei Segmenten bestehende transplantirte Stückchen an, und diesem gingen die in der Pigmentirung unter sich und von ihrem Mutterboden verschiedenen Regenerate voraus. Die Intensität der Pigmentirung erschien also von hinten nach vorn successive abgestuft. Hervorheben möchte ich noch, dass an der ursprünglichen Färbung beider Theilstücke sich während der Beobachtungszeit nichts geändert hat.

Am 13. August 1896 wurde das Thier konservirt. Alter also 2 Monate 23 Tage.

Ich gehe jetzt zur Schilderung des nach verschiedenen Richtungen hin interessanten Versuchs Nr. 51 (Fig. 21) über.

Am 13. November 1895 stellte ich durch heteroplastische normale Vereinigung von Lumbricus rubellus und Allolobophora terrestris ein »verlängertes Thier« mit doppeltem Genitalapparat dar. Das Kopfstück (Lumbricus rubellus) entbehrte des hinteren Körperdrittels, das Schwanzstück (Allolobophora terrestris) der ersten sechs Segmente. Am 17. November war das Kopfstück an der Vereinigungsstelle abgerissen, indessen war von ersterem ein kleiner unschein-

barer Rest, gehalten durch eine Naht, auf der Wundfläche des Schwanzstückes sitzen geblieben. Bei näherer Untersuchung mit der Lupe ergab sich, dass dieser Rest, bestehend aus der dorsalen Partie von zwei und einem halben Segment, der entsprechenden Partie der Wundfläche aufsaß, während die ventrale Hälfte der letzteren freilag. Die Farbe des transplantirten Körperfragments ist bedeutend heller als die des dunkel pigmentirten Schwanzstückes.

Am 5. December 1895 hatte das transplantirte kleine Stückchen die ihm fehlende ventrale Partie ersetzt und bedeckte nunmehr die ganze Wundfläche des Schwanzstückes. Die Zahl seiner Segmente betrug vier; es hatte also außer der Regeneration der ventralen Körperpartie eine Neubildung von Segmenten stattgefunden.

Am 6. Januar 1896 begann das kleine Stückchen eigene Bewegung zu zeigen (Ausstrecken und Zusammenziehen) und am 14. Januar schien sich eine Mundöffnung an der Spitze des nunmehr sechs Segmente zählenden kleinen Stückchens gebildet zu haben. Das Kopfsegment ist durch eine Einschnürung vom übrigen Körper getrennt und besitzt rechts und links an der Mundöffnung je einen kleinen Zipfel. Das Rückengefäß ist als schwache röthlich durchschimmernde Linie wahrzunehmen.

Am 25. Januar tritt die Bewegung des kleinen Stückchens schon deutlicher hervor. Beim Vorstrecken erscheint stets in der Mundöffnung ein runder zapfenförmiger Körper, der Pharynx. An der Dorsalseite der neugebildeten Segmente beginnt eine röthliche Pigmentirung. Bezüglich der Orientirung des kleinen Stückes zum Schwanzstück konnte ich nunmehr feststellen, dass das erstere gegen das letztere eine kleine Längsdrehung nach rechts zeigte. Ferner bildete die Längsachse des ganzen Thieres keine gerade Linie. Dies rührte daher, dass einerseits die ursprüngliche Wundfläche des Schwanzstückes nicht einen genauen Querschnitt des Körpers bildete, sondern von vorn und rechts nach hinten und links schräg verlief. Das auf dieser Wundfläche weiterwachsende Stückchen musste sich daher mit seiner Längsachse nach links wenden; andererseits mag auch die Form und die Lage des kleinen Körperfragments auf dessen spätere Wachsthumsrichtung mit eingewirkt haben.

Am 10. März traten in dem bis dahin völlig leeren Darm des Schwanzstückes Nahrungsballen auf, ein deutlicher Beweis dafür, dass 1) der neugebildete Mund, trotz seiner abnormen Konfiguration, im Stande ist Nahrung aufzunehmen und 2) dass eine funktionsfähige Verbindung des Darmes beider Stücke eingetreten ist.

Über das Verhalten des ganzen Thieres in der Ruhe und bei der Lokomotion konnte ich Folgendes feststellen: In der Ruhe ist das kleine Kopfstück gewöhnlich stark kontrahirt und nur zum Theil sichtbar. Beim Beginn der Bewegung (Verdünnungswelle) stößt es sich vor, wobei aus dem etwas abnorm gestalteten Munde der Pharynx als dicker kugeliger Körper vorgestülpt wird. Die Verdünnungswelle des Kopfstückes setzt sich ununterbrochen auf das Schwanzstück fort. Da indessen die Streckung der Segmente des letzteren eine bedeutend ausgiebigere ist, so wird das kleine Stückchen stets eine Strecke weit fortgeschoben. Auch die Verdickungswelle des letzteren steht an Stärke weit hinter der des Schwanzstückes zurück. Man kann so die Thatsache konstatiren, dass der Anstoß zur Bewegung von dem kleinen Kopfstück ausgeht, die Bewegung selbst wird indessen zur großen Hauptsache vom Schwanzstück ausgeführt. Das schief nach links gerichtete Kopfstück stellt sich bei dem ganzen Bewegungsvorgang durch entsprechende Biegung seines Körpers so ein, dass die Längsrichtung seiner vorderen Segmente mit der Fortsetzung der Längsachse des Schwanzstückes zusammenfällt. Reizungsversuche ergeben, dass eine Nervenverbindung beider Stücke zweifellos besteht.

Am 23. März wurde das Thier in Erde gebracht, in welche es sich sofort eingrub.

Am 22. August 1896 wurde das Thier auf der Oberfläche der Erde liegend gefunden, es erschien etwas matt, reagirte aber auf Reize noch in normaler Weise. Der Darmkanal ist leer. Auffällig ist der Farbenunterschied beider Theilstücke: das Kopfstück besitzt das typische rothbraune Kolorit des Lumbricus rubellus, gegen welches das graublau pigmentirte Schwanzstück scharf sich abhebt. (An dem missgebildeten Prostomium sind Artmerkmale überhaupt nicht zu erkennen.) Die Theilstücke haben also trotz einer Vereinigung von 9 Monaten 9 Tagen, während welcher Zeit eine vollkommene Verwachsung der beiden Komponenten bestanden hatte, die Färbungsmerkmale ihrer Art durchaus bewahrt. Von besonderer Bedeutung ist dieser Fall desshalb, weil der eine Komponent der heteroplastischen Verbindung keine selbständige Existenzfähigkeit besaß und so eine geraume Zeit von dem andern nicht nur vollkommen ernährt werden musste, sondern das Schwanzstück hatte auch zweifellos das Material zu einer Regeneration der fehlenden ventralen Segmentpartien und zu einer Neubildung von Segmenten zu liefern.

Dieser Fall vervollständigt das Kapitel der heteroplastischen

Transplantationen in recht erwünschter Weise und ist geeignet, den oben gemachten Ausführungen einen besondern Nachdruck zu verleihen. — Eine weitere Übereinstimmung der heteroplastischen Transplantationen im Thier- und Pflanzenreich ergiebt sich ebenfalls aus diesem Falle. Vöchting (95) sagt von seinen entsprechenden Pflanzenversuchen: »Auch das kleinste Gewebestück bewahrte, wenn in einen umfangreichen, seine eigene Masse um das Vielfache übertreffenden Körper eingefügt, unverändert seine specifischen Eigenschaften.« Dieser Satz trifft, wie wir gesehen haben, auch vollkommen zu bezüglich der heteroplastischen Transplantationen bei den Lumbriciden.

Aus den vorstehend geschilderten Untersuchungen ergiebt sich, dass es gelingt, nicht nur ein wenige Segmente umfassendes Theilstück, das an und für sich nicht lebensfähig ist, durch Transplantation auf ein größeres Theilstück am Leben zu erhalten, sondern es wird auch durch die Verbindung ein neues Individuum geschaffen, welches die fehlenden Theile des Kopfstückes ganz oder theilweise zu ersetzen im Stande ist. Im Übrigen gilt auch für die Vereinigungen dieser Reihe der weiter oben aufgestellte Satz von der Erhaltung der Eigenschaften jedes Theilstückes, so wie sie ihm als integrirendem Theil des ursprünglichen Wurmkörpers, dem es entstammte, eigen waren.

2. Transplantation von excidirten Stücken der Leibeswand.

Die Transplantation von excidirten Theilstücken der Leibeswand, die man im Gegensatz zu den kleinen »Querbruchstücken« des Wurmkörpers, von welchem im vorigen Abschnitt die Rede war, als »Längsbruchstücke« bezeichnen kann, schien mir für die Frage nach der Möglichkeit der Pfropfung von nicht lebensfähigen Theilstücken des Körpers überhaupt von ganz besonderer Bedeutung zu sein; denn einerseits war von vorn herein ausgeschlossen, dass solche »Längsbruchstücke« des Körpers, gleichviel ob sie wenig oder mehr Segmente zählten, existenzfähig sein könnten, andererseits ließen sich die Versuche in so fern exakter gestalten, als die Verbindung des zu transplantirenden Stückes mit seinem Mutterboden vor der Transplantation gelöst werden musste, ohne dass damit die Anlage einer neuen der Infektion leicht zugänglichen Wundfläche des ersteren verbunden gewesen wäre, wie es bei den Versuchen des vorigen Abschnittes ja der Fall war. Das transplantirte Stück der Leibeswand

war so von vorn herein allein auf eine Ernährung seitens des neuen Bodens angewiesen.

Weiterhin versprach ich mir gerade von diesen Versuchen eine weitere werthvolle Bestätigung der bezüglich der heteroplastischen Transplantationen überhaupt oben aufgestellten Sätze.

Von diesen Gesichtspunkten aus wurden die Versuche vorgenommen.

Sämmtliche Vereinigungen waren heteroplastisch. Die specielle Methodik war folgendermaßen: dem Wurm wurde ohne vorherige Betäubung in seiner vorderen Körperpartie mittels einer scharfen Schere unter Faltenbildung zwischen den Scherenbranchen ein mehr oder weniger großes Stück der Leibeswand excidirt und dasselbe mittels vier bis sechs Seidenligaturen auf eine Querwunde resp. eine ebenfalls in der erwähnten Weise anzulegende Längswunde mit Substanzverlust von entsprechender Größe befestigt. Die Benutzung nur der vorderen Körperpartien sowohl zur Entnahme des zu transplantirenden Stückes, wie auch zur Transplantation selbst, sicherte in den meisten Fällen ein vollständiges Gelingen des Versuchs. Die benutzten Arten waren Lumbricus rubellus einerseits und Allolobophora terrestris und Allolobophora cyanea andererseits. Besonders die Vereinigungen von Lumbricus rubellus mit Allolobophora cyanea lieferten Formen mit außerordentlich deutlich in die Augen fallenden Farbenunterschieden.

Bevor ich zur Schilderung meiner hierher gehörigen Transplantationen gehe, möchte ich bemerken, dass ich vorher zur Kontrolle einer eventuellen Lebensfähigkeit der excidirten Stücke des Hautmuskelschlauches eine Anzahl solcher Stücke von verschiedener Größe in freiem Zustand beobachtet habe. Unmittelbar nach der Excision rollen sich die Stücke in der Richtung ihrer Ringmuskulatur auf und verharren in diesem Zustand ohne eine Spur von Bewegung zu zeigen, bis zu ihrem Tode, der im Laufe des ersten oder zweiten Tages erfolgt. Niemals habe ich gesehen, dass solche Hautmuskelschlauchstückchen über zwei Tage hinaus lebensfähig blieben.

Je nach der Lage der Transplantationsstelle sind die Versuche in zwei Gruppen einzutheilen:

a. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Querwunde.

Bei den hierher gehörigen Versuchen handelt es sich in fast allen Fällen um Transplantation eines Leibeswandstückes von Allolobophora terrestris auf Lumbricus rubellus. Die Orientirung des

ersteren auf der Wundfläche kann eine verschiedene sein; versucht wurden (das Schwanzstück in normaler Lage, mit der Ventralseite nach unten, gedacht) Vereinigungen mit vertikaler und horizontaler Stellung der Segmente des transplantirten Stückes. Von beiden Stellungen besitze ich wohlgelungene Exemplare. In vielen Fällen stirbt das transplantirte Stück innerhalb des ersten oder zweiten Tages ab und wird dann von der Wundfläche abgestoßen, oder aber es wird erst abgestoßen und verfällt dann der Verwesung. Der letztgenannte Fall ereignet sich besonders häufig dann, wenn die Querwunde des Schwanzstückes in der Gegend des Pharynx liegt. Bei jeder am Oralende einsetzenden Verdünnungswelle versucht der Rest der umfangreichen Pharynxmuskulatur sich vorzustülpen. In Folge des hierdurch bewirkten häufig wiederkehrenden Druckes auf das transplantirte Stück reißen die Nähte aus.

Ich möchte nicht unterlassen an dieser Stelle auf das weitere Verhalten des Restes der Pharynxmuskulatur aufmerksam zu machen. Ist das transplantirte Stück abgestoßen, so kommt es in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle hier nicht zu einer normalen Regeneration der verlorenen Segmente, wie es bei etwas weiter zurückliegenden Wundflächen fast stets geschieht, vielmehr entsteht aus der vorgestülpten Pharynxmuskulatur eine große, formlose, unsegmentirte Neubildung mit vielfachen Gruben und Höckern, die sich mit einem Epithel überdeckt und auch nach längerer Beobachtungszeit sich nicht verändert (Fig. 23). Solche »abnorme Regenerate« können auch bei einfachen Regenerationsversuchen vorkommen, sofern der Schnitt in die betr. Körpergegend fällt.

Der weitere Verlauf der Vereinigung ist folgender. Bereits nach 3—4 Tagen beginnen die Nähte sich abzustoßen; meist ist dieser Process nach Ablauf der ersten Woche beendet. Ist die Operation gut gelungen, so erscheint nunmehr die ganze Wundfläche vollständig bedeckt von dem transplantirten Stück, welches durch die Kontraktion seiner Ringmuskulatur stets ziemlich stark gekrümmt, im Übrigen aber vollkommen regungslos erscheint.

Das ganze Thier liegt für gewöhnlich ruhig in seinem Behältnis, erst wenn besondere Reize auf dasselbe einwirken, beginnt es lebhaft umherzukriechen, ein Verhalten, welches alle dekapitirten Thiere zeigen. Das transplantirte Stück wird dabei als bewegungslose Masse fortgeschoben. Reizt man das letztere mit einer Nadel, so antwortet es mit einer schwachen Längskontraktion; das Schwanzstück wird von diesem Reiz nicht beeinflusst. An dem beschriebenen Verhalten

bei der Bewegung und gegenüber den Reizapplikationen ändert sich, sofern nicht Regenerate auftreten, auch weiterhin nicht das Geringste.

Schwanzstück und transplantirtes Stück der Leibeswand sind verbunden durch eine schmale Zone unsegmentirten Narbengewebes. In den Fällen, in welchen dieses Narbengewebe nur wenig entwickelt ist, wobei es sich also um eine möglichst vollkommene Adaption der Wundflächen handelt, erhält sich das ganze Thier so, wie es durch die Transplantation dargestellt wurde, unverändert. So hielt ich z. B. ein Thier des Versuchs Nr. 168 (Fig. 24) volle drei Monate, ohne dass die geringste Veränderung in den ursprünglichen Verhältnissen beobachtet worden wäre. Das Thier war am 11. Juni 1896 operirt worden und wurde am 11. September in vollkommen lebensfrischem Zustand konservirt. Die Stellung des transplantirten Stückes auf der Wundfläche war vertikal, es zählte 12 Segmente.

Es handelte sich hier um eine heteroplastische Transplantation von Allolobophora terrestris auf Lumbricus rubellus. Letztgenanntem Komponenten war das vordere Körperdrittel entfernt worden.

Hervorheben möchte ich noch, dass in der Färbung der Theilstücke nicht die geringste Änderung eingetreten war.

In mehreren anderen Fällen war der Verlauf der Transplantation ein nicht so einfacher, wie vorstehend geschildert. Es komplicirte sich vielmehr die Transplantation mit einer Regeneration des Kopfes. In dieser Hinsicht finden wir besonders typische und interessante Verhältnisse bei zwei Thieren (*a* und *b*) des Versuchs Nr. 183. — Operation am 25. Juni 1896. Das Schwanzstück (Lumbricus rubellus) entbehrte der fünf ersten Segmente. Auf die Wundfläche desselben transplantirte ich ein sechs resp. fünf Segmente zählendes Stück der Leibeswand aus dem Vorderkörper einer Allolobophora terrestris in vertikaler resp. horizontaler Stellung.

Bei dem Thier *a* (mit vertikal transplantirten sechs Segmenten) (Fig. 25) war das Narbengewebe mäßig stark entwickelt. Am 18. Juli zeigte sich das letztere an der Ventralseite bedeutend verbreitert, so dass die Stellung des transplantirten Stückes zur Wundfläche eine schräge war. Im Verlauf der nächsten Tage wurde das letztere von den an der Ventralseite aus der Wundfläche lebhaft hervorwuchernden Geweben emporgehoben, so dass es aber mit der Dorsalseite des Schwanzstückes in unmittelbarer Berührung blieb. Am 23. Juli hatte sich von der Ventralseite aus ein vollständiges Kopfregenerat entwickelt, auf dessen Dorsalseite das transplantirte Stück aufsaß.

Letzteres erschien in seiner gekrümmten Stellung nunmehr wie ein von der ursprünglichen Wundfläche durch das Regenerat emporgehobener Deckel. Auffällig erschienen die Farbendifferenzen des ganzen Thieres: auf dem vollkommen pigmentlosen, weißen Regenerat ruhte ein tiefdunkel pigmentirtes Kugelsegment, welches nach hinten zu in den rothbraunen Körper des Lumbricus rubellus überging.

Der Umfang des Regenerates nahm rasch zu. An seiner Dorsalseite zählte ich sieben, an seiner Ventralseite dagegen zwölf Segmente, wovon zwei »compound metameres« sind. Die Zahl der Segmente ist in so fern bemerkenswerth, als Hescheler (53) angiebt, dass nie deren mehr sich regenerirten als abgeschnitten wurden. Hier waren die ersten fünf Metameren entfernt worden und zwölf haben sich neu gebildet. Maßgebend ist natürlich die Zahl der Segmente an der Ventralseite.

Bei der fortgesetzten Beobachtung konnte ich eine weitere interessante Thatsache konstatiren, nämlich den theilweisen Übergang der Segmentgrenzen des Regenerates und des transplantirten Stückes. Das Thier, von oben und etwas von links gesehen (Fig. 25), zeigt eine vollkommene Verschmelzung von vier Segmenten, eine Thatsache, die für die Einheitlichkeit des Regenerates und des transplantirten Stückes deutlich spricht. Der eventuellen Annahme, dass sekundär eine Abstoßung des letzteren stattfinden könne, ist damit von vorn herein der Boden entzogen.

Am 16. September 1896 hatte das Regenerat die Größe eines normalen Kopfes erlangt, seine Pigmentirung war die rothbraune des Lumbricus rubellus. Nahrungsaufnahme fand bereits seit einigen Tagen statt. An der Färbung des transplantirten Stückes hat sich nichts geändert. Das Thier wurde konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 22 Tage.

Das Thier *b* (Fig. 26 *a* und *b*) zeigte das transplantirte Stück von fünf Segmenten (bezüglich der Stellung der letzteren) horizontal der Wundfläche aufgelagert. Das Schwanzstück besitzt in seinen ersten beiden Segmenten (also dem sechsten und siebenten des vollständigen Wurmes) eine Spirale von einer Tour, welche rechtsseitig beginnt und endet (Fig. 26 *a*).

Von vorn herein schon war das Narbengewebe ziemlich reichlich entwickelt gewesen; es nahm weiterhin gleichmäßig an Umfang zu und zwar so, dass es das transplantirte Stück in der Richtung der Längsachse vor sich her schob. Nach Ablauf von 4 Wochen hatte es drei schmale Segmente differenzirt, die besonders an der linken

Seite deutlich sichtbar waren (Fig. 26 *b*, *r*). Damit hatte das »Narbengewebe« auch äußerlich den Charakter eines echten Regenerationsgewebes erhalten, welches offenbar dazu bestimmt war, die verlorenen Theile des Körpers zu ersetzen. Diese Bestimmung konnte jedoch vorläufig nicht erfüllt werden, da das dem oralen Ende aufsitzende transplantirte Stück (*t*) die Entwickelung eines Kopfes nicht zuließ. Das regeneratorische Bestreben musste also fortbestehen bleiben. Am 30. Juli bemerkte ich, dass zwischen dem ventralen Rand des transplantirten Stückes und dem oralen Rand der Ventralseite des »Regenerationsgewebes« eine schmale zarte Knospe hervorgewachsen war, die in ventraler Richtung fast senkrecht zur Längsachse des ganzen Thieres stand. Beim Weiterwachsen der Knospe zeigte es sich, dass dieselbe aus vier bis fünf zum Theil mit Anomalien versehenen Segmenten bestand. Das Kopfsegment erschien zweizipfelig, also auch abnorm. Der Gesammteindruck des so gestalteten Thieres war ein höchst eigenthümlicher.

An der Fortbewegung konnte natürlich das abnorm gestaltete und gelagerte Kopfende keinen besonderen Antheil nehmen; es zeigte zwar schwache Kontraktionen, wurde im Allgemeinen aber vom Schwanzstück einfach fortgeschoben. Reizungsversuche ergaben eine ununterbrochene Nervenverbindung der Regenerate mit dem Schwanzstück. Bei Reizung des transplantirten Stückes reagirte nur dieses selbst durch eine schwache Längskontraktion. Am 8. September 1896 wurde das Thier konservirt. — Alter der Vereinigung also 2 Monate 14 Tage. An der Färbung des transplantirten Stückes hatte sich nichts geändert.

Die Transplantation eines excidirten Stückes der Leibeswand auf eine Querwunde vermag also in manchen Fällen, aber nicht immer, die Regeneration zu hindern; das Bestreben, die verlorenen Körpertheile zu ersetzen, ist so stark, dass trotz eines ziemlich guten Verschlusses der Wunde mit dem transplantirten Stück sich ein Regenerat zu bilden vermag. Das erstere wird dadurch aber keineswegs, wie man vermuthen könnte, abgeworfen, es bleibt auf dem Regenerat sitzen und beweist seine Zugehörigkeit zum ganzen Thiere dadurch, dass seine Segmentirung mit der des Regenerates so weit als möglich in Verbindung tritt. Stets erscheinen auch hier die Regenerate an der Ventralseite, und zwar genau an der Medianlinie; niemals entstehen dieselben seitlich oder dorsal, trotzdem, wie sich nachweisen lässt, häufig an den zuletzt genannten Stellen die Bildung eines Regenerates wegen einer schlechteren Vereinigung und

einer reichlichen Entwickelung des Narbengewebes die Verhältnisse für das Hervortreten eines Regenerates günstiger zu sein scheinen. Diese Thatsachen bilden eine weitere Stütze für meine oben entwickelte Ansicht über den Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration.

b. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Längswunde mit Substanzverlust. (Fig. 27.)

Diese Versuche unterscheiden sich von den im vorigen Abschnitt beschriebenen principiell durch nichts. Man musste annehmen, dass sie sogar bei der weniger exponirten Lage der Operationsstelle noch leichter zu guten Resultaten führen würden als jene; und dies war auch thatsächlich der Fall. Mein Hauptaugenmerk richtete ich gerade bei diesen Versuchen auf die Erzielung guter heteroplastischer Transplantationen, da mir die verhältnismäßige Intaktheit und die damit verbundenen geringeren funktionellen Störungen und ferner die Größe des einen Komponenten gegenüber dem kleineren anderen am meisten geeignet erschienen, einem Einfluss des ersteren auf letzteren bezüglich der Änderung der Artmerkmale, besonders der Pigmentirung, Vorschub zu leisten. Ferner wählte ich zu den Versuchen möglichst different gefärbte Species, indem ich z. B. Stücke der fast pigmentlosen Allolobophora cyanea auf die tiefbraunroth pigmentirte vordere Körperpartie des Lumbricus rubellus verpflanzte (Fig. 27). Durch den starken Kontrast wurde so jede eventuell eintretende minimalste Farbenveränderung dem Auge leicht bemerkbar gemacht. Trat hier nach längerer Beobachtungszeit keine Farbenänderung des transplantirten Stückes ein, so war damit wiederum der Beweis geliefert, dass eine Änderung der Artcharaktere auch des kleinsten Stückchens auf dem Wege der Transplantation unmöglich ist.

Bezüglich der Methodik ist zu bemerken, dass ich die Excision des Stückes aus der Leibeswand, sowie die Anlage der Hautmuskelschlauchwunde (was ja dasselbe bedeutet) auf die oben beschriebene Art und Weise mit der Schere ausführte. Bei einiger Übung lässt es sich leicht bewerkstelligen, dass das zu transplantirende Stück und die Wunde des anderen Thieres genau gleich groß sind. Für eine exakte Vereinigung ist diese Bedingung natürlich unerlässlich. Die Operationsstelle lag stets seitlich in der vorderen Partie des Körpers und zwar in der Gegend des Ösophagus. Ebenso entstammte das zu transplantirende Stück der vorderen Körperpartie.

Die Nähte stießen sich außerordentlich rasch ab. Die ersten

lösten sich oft noch am Tage der Operation; fast stets war die Abstoßung der Nähte am 3. Tage beendet. Erschien das transplantirte Stück dann noch frisch, so war die Transplantation sicher gelungen. Auch hier krümmte sich das Stück der Leibeswand stets in der Richtung seiner Ringmuskulatur. Die Lage der Transplantationsstelle in der Ösophagusgegend verhinderte durchaus nicht die normale Nahrungsaufnahme und Verdauung der Versuchsthiere.

An der Bewegung betheiligte sich das transplantirte Stück sehr wenig, es wurde beim Anlangen der Verdünnungswelle passiv etwas gedehnt, zeigte aber selbst keine aktive Verdünnung. Bei der Verdickungswelle machte diese passive Dehnung wieder dem normalen Kontraktionszustand Platz. Das Verhalten des Hauptthieres bei der Bewegung war etwas abnorm: der Körper bog sich bei der Verdünnung nach der gesunden Seite hin aus, wie wir es bei Wunden des Hautmuskelschlauches finden. Ein Wulst ist dabei nicht wahrzunehmen. Bei Reizung des transplantirten Stückes trat bei allen Thieren keine Zuckung des Gesammtkörpers auf, wohl aber bemerkte man deutlich, wie ersteres sich in seiner Längsrichtung etwas zusammenzog.

Besonders erwähnen möchte ich drei Thiere des Versuchs Nr. 223 (Fig. 27). — Operation am 1. September 1896. Heteroplastische Transplantation von Allolobophora cyanea auf Lumbricus rubellus. Am 22. December 1896, also nach 3 Monaten 21 Tagen, sind alle Thiere noch frisch und gut vereinigt. Die Segmentgrenzen sind nach Möglichkeit verschmolzen, so dass bei einigen Thieren eine fast vollkommene Einheit der Segmentirung besteht. An der Färbung des transplantirten Stückes hat sich nicht das Geringste geändert. Dieser Befund blieb ungefähr der gleiche bis zum Mai 1897. Am 11. Mai wurde leider nur noch eines der drei Thiere vorgefunden, bei welchem sich das transplantirte Stück unverändert erwies; die beiden anderen Thiere schienen entflohen zu sein. Alter der Transplantation somit bis 15. Mai $8^1/_2$ Monate.

Aus den beiden vorhergehenden Versuchsreihen geht hervor, dass die Transplantation von nicht lebensfähigen Längsbruchstücken des Körpers verhältnismäßig leicht zu bewerkstelligen ist. Die Vereinigung ist eine dauernde.

Mit Recht kann man die Frage aufwerfen, woher es komme, dass kleine, mehrere Segmente zählende Querbruchstücke des Körpers

bei dem Versuch einer Transplantation fast stets zu Grunde gehen, wenn man sie dabei nicht eine Zeit lang mit ihrem Mutterboden in Verbindung zu erhalten versucht, während doch die Pfropfung von Längsbruchstücken, welchen man doch a priori eine mindestens ebenso geringe, wenn nicht noch schwächere Lebensenergie zuzuschreiben berechtigt ist, in den meisten Fällen gelingt. Die Ursache dieser scheinbaren Verschiedenheit liegt darin, dass bei den mit zwei Wundflächen versehenen Querbruchstücken auch nach erfolgter Transplantation einer Infektion des der Widerstandskraft seiner Gewebe beraubten Theilstückes alle Pforten geöffnet sind, während bei der Transplantation von Längsbruchstücken eine eigentliche der Infektion zugängliche offene Wunde nicht besteht.

Marburg, Mai 1897.

Litteraturverzeichnis.

1) Allman, G. J., Report on the present state of our knowledge of the reproductive system in the Hydroidea. in: Rep. of the British Association for the advancement of Science. 1864.

2) Andrews, E. A., Bifurcated Annelids. in: The Americ. Naturalist. Vol. 26. 1892.

3) Andrews, E. A., Some abnormal Annelids. in: Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 36. N. S. 1894.

4) Barfurth, D., Versuche zur funktionellen Anpassung. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.

5) Barfurth, D., Regeneration. in: Ergebn. d. Anat. u. Entwickelungsgesch. Bd. 1—5. 1891—95.

6) Barfurth, D., Zur Regeneration der Gewebe. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.

7) Beddard, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta. Oxford 1895.

8) Bell, F. J., Notice of two Lumbrici with bifid Hinder-ends. in: The annals and magazine of Nat. Hist. Ser. 5. Vol. 16. 1885.

9) Bergh, S. R., Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Geschlechtsorgane der Regenwürmer. in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 44. 1886.

10) Bert, P., Recherches expérimentales pour servir à l'histoire de la vitalité propre des tissus animaux. Thèse. Paris 1866.

11) Born, G., Die künstliche Vereinigung lebender Theilstücke von Amphibienlarven. in: Jahresber. d. Schles. Ges. f. vaterl. Kultur. 1894.

12) Born, G., Über die Ergebnisse der mit Amphibienlarven angestellten Verwachsungsversuche. in: Verh. d. anat. Ges. 9. Versamml. in Basel. 1895.

12 a) Born, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. in: Archiv f. Entwickelungsmech. Bd. IV. 1897.

13) Bourne, A. G., On Megascolex coeruleus, together with a theory of the course of the blood in Earthworms. in: Quart. Journ. of micr. Science (2). Vol. 32. 1891.

14) Broom, Abnormal earthworm with bifid hinderend. in: Transact. Nat. hist. Soc. Glasgow 1889.

15) Bonnet, Ch., Oeuvres d'histoire naturelle et de Philosophie. T. I. Neufchatel 1779.

16) Buchanan, Fl., Peculiarities in the Segmentation of certain Polychaetes. in: Quart. Journ. of micr. Science. N. S. Vol. 34. 1893.

17) Bülow, C., Über Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern (Lumbriculus variegatus). in: Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 49. 1883.

18) Cadiat, Artikel: Greffe animale. in: Dictionnaire des sciences medic. de Dechambre 1884.

19) Carrière, Studien über die Regeneration der Wirbelthiere. Würzburg 1880.

20) Caullery, M., Contributions à l'étude des Ascidies composées. in: Bull. sc. de la France et de la Belgique. Tome 27. 1895.

21) Cerfontaine, P., Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre (Lumbricus agricola Hoffm.). in: Arch. de Biologie. Tome 10. 1890.

22) Cerfontaine, P., Contribution à l'étude du système nerveux central du Lombric terrestre. in: Bull. de l'acad. royale de Belgique. 3. sér. Tome 24. 1892.

23) Claparède, E., Histologische Untersuchungen über den Regenwurm (L. terrestris L.). in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 19. 1869.

24) Claparède, E., Les Annélides chétopodes du golfe de Naples. in: Mém. de la soc. phys. et d'hist. nat. de Genève. T. 19. 1868.

25) Collin, A., Criodrilus lacuum Hoffm. Ein Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 46. 1888.

26) Collin, A., Ein seltener Fall von Doppelbildung beim Regenwurm. in: Naturwiss. Wochenschrift. 6. Bd. 1891.

27) Cori, C. J., Über Anomalien der Segmentirung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 54. 1892.

28) Cori, C. J., Ein Fall von partieller Doppelbildung bei Lumbriculus variegatus und über die Knospungsweise bei Syllis ramosa. in: Lotos, Jahrb. f. Naturwissensch. N. F. Bd. 13. 1893.

29) Darwin, Ch., Die Bildung der Ackererde durch die Würmer. Deutsch von J. V. Carus.

30) Delage, Y., La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité. Paris 1895.

31) Dugès, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annél. abranches. in: Ann. Sc. nat. Tome 25. 1828.

32) Duyne, J. van, Über Heteromorphose bei Planarien. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 64. 1896.

33) Edinger, Die Entwickelung der Gehirnbahnen in der Thierreihe. Deutsche medic. Wochenschr. 1896.

34) Fielde, A. M., Observations on the tenacity of life and regeneration of excised parts in Lumbricus terrestris. in: Proceed. of the Acad. of nat. sciences of Philadelphia. 1885.

35) Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren, besonders bei Amphibien und Reptilien. Kassel u. Berlin 1885.
36) Fredericq, L., L'autotomie ou la mutilation dans le règne animal. in: Bull. de l'Acad. roy. de Belgique. 3e sér. T. 26. Bruxelles 1893.
37) Fredericq, L., La digestion des matières albuminoides chez quelques invertébrés. in: Arch. de Zool. expérim. et générale. T. 7. 1878.
38) Fredericq, L., L'autotomie chez les étoiles de mer. in: Revue Scientifique. III. sér. Tome 13. Paris 1887.
39) Frenzel, J., Über die Selbstverstümmelung (Autotomie) der Thiere. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 50. 1891.
40) Friedlaender, B., Beiträge zur Kenntnis des Centralnervensystems von Lumbricus. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 47. 1888.
41) Friedlaender, B., Altes und Neues zur Histologie des Bauchstranges des Regenwurmes. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 58. 1894.
42) Friedlaender, B., Über das Kriechen der Regenwürmer. in: Biolog. Centralblatt. Bd. 8. 1888.
43) Friedlaender, B., Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. in: Archiv f. die ges. Physiologie. Bd. 58. 1894.
44) Friedlaender, B., Über die Regeneration herausgeschnittener Theile des Centralnervensystems von Regenwürmern. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 60. 1895.
45) Friend, H., »Hare-lip« in Earthworms. in: Nature. Vol. 47. 1892/93.
46) Fürst, M., Zur Physiologie der glatten Muskeln. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 46. 1890.
47) Giard, A., Y a-t-il antagonisme entre la »greffe« et la »régénération«? in: Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie. 1896.
48) Giard, A., L'autotomie dans la série animale. in: Revue Scientifique. III. sér. Tome 13. Paris 1887.
49) Guillebau, A., und Luchsinger, B., Fortgesetzte Studien zu einer allgemeinen Physiologie der irritablen Substanzen. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 28. 1882.
50) Graber, Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere. Prag 1884.
51) Grube, E., Über den Lumbricus variegatus Müller's und ihm verwandte Anneliden. in: Archiv f. Naturgesch. Bd. 10. 1844.
52) Herbst, C., Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die causale Auffassung von Vorgängen in der thierischen Ontogenese. I. in: Biol. Centralblatt. Bd. 14. 1894.
53) Hescheler, K., Über Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden. I.-D. Zürich 1896.
53a) Hescheler, K., Weitere Beobachtungen über Regeneration und Selbstamputation bei Regenwürmern. in: Vierteljahrsschr. d. naturforsch. Ges. in Zürich. Jahrg. 42. 1897.
54) Hesse, R., Zur vergleichenden Anatomie der Oligochaeten. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 58. 1894.
55) Hoffmeister, Die bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. Braunschweig 1845.
56) Horst, R., On a Specimen of Lumbricus terrestris L. with bifurcated tail. in: Notes from the Leyden Museum. Vol. 8. 1886.

57) Jaquet, M., Recherches sur le système vasculaire des Annélides. in: Mitth. d. Zool. Stat. zu Neapel. 6. Bd. 1886.

58) Kennel, J. v., Über Theilung und Knospung der Thiere. Festrede. Dorpat 1888.

59) Korschelt, E., Bericht über die von E. Joest angestellten Transplantationsversuche an Regenwürmern. in: Sitzungsber. d. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturwissensch. zu Marburg. 1895.

59a) Kleinenberg, N., The development of the Earthworm (Lumbricus trapezoides Dug.). in: Quart. Journal of micr. Science. N. S. Vol. 19. 1879.

60) Krukenberg, Vergleichend-physiologische Studien an den Küsten der Adria. I. Heidelberg 1880.

61) Kükenthal, W., Über die lymphoiden Zellen der Anneliden. in: Jenaische Zeitschr. Bd. 18. 1885.

62) Kükenthal, W., Beobachtungen am Regenwurm. in: Biol. Centralblatt. 8. Bd. 1888.

63) Kulagin, N., Zur Anatomie und Systematik der in Russland vorkommenden Familien der Lumbriciden. in: Zoolog. Anzeiger. 11. Jahrg. 1888.

64) Langerhans, P., Über einige kanarische Anneliden. in: Verhandl. d. kaiserl. Leopoldinisch-Carol. Deutschen Akademie der Naturforscher. Bd. 42. Halle 1881.

65) Lenhossek, M. v., Ursprung, Verlauf und Endigung der sensiblen Nervenfasern bei Lumbricus. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.

66) Leo, J., De structura Lumbrici terrestris. I.-D. Regiomonti 1820.

67) Leydig, F., Handbuch der vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

68) Loeb, J., Bemerkungen über Regeneration. in: Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. 1895.

69) Loeb, J., Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 56. 1894.

70) Loeb, J., Über eine einfache Methode zwei oder mehr zusammengewachsene Embryonen aus einem Ei hervorzubringen. in: Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. 55. 1894.

71) Loeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Thiere. Würzburg 1891/92.

72) Marsh, C. D., A two-tailed Earth-Worm. in: The americ. Naturalist. Vol. 24. 1890.

73) Meyer, E., Die Abstammung der Anneliden. in: Biol. Centralblatt. Bd. 10. 1890.

74) Michaelsen, Die Lumbriciden Norddeutschlands. in: Jahrbuch d. Hamburg. Wissensch. Anstalten. Bd. 7. 1890.

74a) Michel, A., Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. — Travail des laboratoires de MM. les prof. Perrier, au Muséum, et Giard, à la Sorbonne. 1897.

75) Morgan, T. H., Spiral modification of metamerism. in: Journ. of Morphology. Vol. 8. 1892.

76) Morgan, T. H., A study of metamerism. in: Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 27. 1895.

77) Morgan, T. H., The formation of one Embryo from two Blastulae. in: Archiv f. Entwickelungsmechanik. Bd. II. 1894.

78) Morren, C. F. A., De historia naturali Lumbrici terrestris. in: Ann. Academiae Gandavensis 1829.

79) Neuland, C., Ein Beitrag zur Kenntnis der Histologie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurmes. I.-D. Bonn 1886.

80) Perrier, E., Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. in: Arch. de Zool. expér. et générale. T. 3. 1874.

81) Ratzel und Warschawsky, Zur Entwickelungsgeschichte der Regenwürmer. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 18. 1868.

82) Retzius, G., Das Nervensystem der Lumbriciden. Biol. Untersuchungen. (N. F.) Bd. 3. Stockholm 1892.

83) Rievel, H., Die Regeneration des Vorderdarmes und Enddarmes bei einigen Anneliden. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 62. 1896.

84) Ritter, E., Note on an abnormal Polygordius Larva. in: The americ. Naturalist. Vol. 26. 1892.

85) Robertson, Ch., Note on a double Earthworm (Lumbricus terrestris). in: Quart. Journ. of micr. Science. N. S. Vol. 7. 1867.

86) Rohde, E., Die Muskulatur der Chaetopoden. in: Zoolog. Beiträge von A. Schneider. Bd. 1. 1885.

87) Rosa, D., Revisione dei Lumbricidi. Mem. Accad. Torino. T. 43. 1893.

88) Roux, W., Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig 1881.

88a) Schmidt, E., Lehrbuch der Pharmaceutischen Chemie. Bd. II. 3. Aufl. Braunschweig 1893.

89) Schmidt, F., Zwei Fälle von Missbildung bei Lumbriciden. in: Sitzungsber d. naturf. Ges. bei d. Univers. Dorpat. Bd. 8. 1886.

90) Smirnow, A., Über freie Nervenendigungen im Epithel des Regenwurmes. in: Anat. Anz. Bd. 9. 1894.

91) Steiner, Die Funktionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere. in: Sitzungsber. d. Berl. Akad. d. Wissensch. 1890.

92) Ude, H., Über die Rückenporen der terricolen Oligochaeten, nebst Beiträgen zur Histologie des Leibesschlauches und zur Systematik der Lumbriciden. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 43.

93) Vejdovský, F., System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884.

94) Vejdovský, F., Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888—92.

95) Vöchting, H., Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

96) Vogt und Yung, Lehrbuch der prakt. vergleich. Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1888.

97) Vogt, C., Vorlesungen über nützliche und schädliche, verkannte und verleumdete Thiere. Leipzig 1864.

98) Vries, de, Über Wundholz. Flora. Bd. 24.

98a) Wagner, F. v., Zwei Worte zur Kenntnis der Regeneration des Vorderdarmes von Lumbriculus. in: Zoolog. Anzeiger. Bd. 20. 1897.

99) Wetzel, G., Transplantationsversuche mit Hydra. in: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.

100) Williamson, C. H., On a bifid Earthworm (Lumbricus terrestris). in: The annals and mag. of Nat. Hist. 6. Ser. Vol. 13. 1894.

101) Zeppelin, Max v., Über den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos n. sp. in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 39. 1883.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
Material und Methoden 3
1. Material und Methodik der Zusammensetzung 3
2. Haltung der operirten Würmer 10
Anhang I. Einige Beobachtungen über die Autotomie bei Regenwürmern 12
Anhang II. Beobachtungen betreffend die Lebensenergie der Regenwürmer 17
Eintheilung der Transplantationen 21
A. Vereinigung von Körpertheilen mit selbständiger Existenz- und Regenerationsfähigkeit 24
1. Vereinigungen ungleichnamiger Theilstücke 24
a. Vereinigung zweier Theilstücke in normaler Stellung 24
α. Auto- und homoplastische Vereinigungen 24
β. Heteroplastische Vereinigungen 31
b. Vereinigung zweier Theilstücke unter geringer Längsdrehung . 36
c. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 90° 38
d. Vereinigung zweier Theilstücke unter einem Drehungswinkel von 180° 43
e. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verkürzten« Thier . 49
α. Thiere ohne Geschlechtsorgane 50
β. Thiere ohne Clitellum 54
γ. »Bedeutend verkürzte Thiere« (ohne Geschlechtsorgane und Clitellum) 55
f. Vereinigung zweier Theilstücke zu einem »verlängerten« Thier 57
g. Vereinigung zweier Theilstücke mit schiefer Schnittfläche . . . 59
α. Vereinigung zweier »gleichsinnig schiefen« Wundflächen (Darstellung von normal gestalteten Individuen) 61
β. Vereinigung zweier »entgegengerichtet schiefen« Wundflächen (Winkelbildung) 63
h. Vereinigung dreier Theilstücke 67
i. Darstellung eines Ringes aus einem Stück 69
2. Vereinigungen gleichnamiger Theilstücke 71
a. Vereinigung zweier oraler Pole (Transplantation zweier Schwanzstücke) 72
b. Vereinigung zweier aboraler Pole (Transplantation zweier Kopfstücke) 86
c. Darstellung eines Ringes aus zwei vereinigten Schwanzstücken 89
3. Pfropfung von Theilstücken in senkrechter Stellung zur Längsachse eines anderen vollständigen Individuums 93
a. Transplantation eines Schwanzstückes 94
α. Seitliche Pfropfung (Gabelung in der Frontalebene) 94
β. Ventrale und dorsale Pfropfung (Gabelung in der Sagittalebene) 98
b. Transplantation eines Kopfstückes 104
Anhang: Doppelmissbildungen bei Lumbriciden 105
4. Parallelvereinigung zweier Individuen (Morren'scher Versuch) . . . 123

Seite

B. Transplantation von Körpertheilen ohne selbständige Existenzfähigkeit auf solche mit dieser Eigenschaft 126
1. Transplantation von Theilstücken, bestehend aus wenigen Segmenten 126
2. Transplantation von excidirten Stücken der Leibeswand. 133
a. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Querwunde 134
b. Transplantation eines Stückes der Leibeswand auf eine Längswunde mit Substanzverlust 139
Litteraturverzeichnis 141

Lebenslauf.

Verfasser dieser Arbeit, Ernst Joest, evangelischer Konfession, wurde geboren am 14. Februar 1873 zu Wallefeld, Kreis Gummersbach, als Sohn des Landwirths Friedrich Joest. Seine Schulbildung erhielt er in der Elementarschule seines Geburtsortes, in der höheren Knabenschule zu Gummersbach und auf dem Realgymnasium in Mülheim am Rhein. Die letztgenannte Anstalt verließ er Ostern 1890 mit dem Zeugnis der Reife für Prima, um sich dem Studium der Veterinärmedicin zu widmen. Von Ostern 1890 bis Michaelis 1894 studierte er an der Universität in Gießen und an den Thierärztlichen Hochschulen in Dresden und Berlin. Am 19. November 1891 bestand er in Gießen das Tentamen physicum, am 31. December 1894 in Berlin das thierärztliche Staatsexamen. In der Absicht, den philosophischen Doktortitel zu erwerben, bezog er Ostern 1895 die Universität in Marburg, wo er bis Ende des Wintersemesters 1896/97 naturwissenschaftlichen und philosophischen Studien oblag. Am 8. März 1897 bestand er in Marburg das Examen rigorosum.

Seine Lehrer waren (abgesehen von den Thierärztlichen Hochschulen in Dresden und Berlin)

in Gießen: Bostroem, Eckhard, Eichbaum, Gaehtgens, Gaffky, Himstedt, Hoffmann†, Naumann, Pflug, Spengel, Thaer, Winckler;

in Marburg: Brauer, Busse, Cohen, Finck, Korschelt, Koschwitz, Köster, Kühnemann, Melde, A. Meyer, Natorp, Niese, v. Sybel, Wenck.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.